

## Literatur

- DRICKAMER, L. S. (1970): Seed Preferences in wild caught *Peromyscus maniculatus bairdi* and *Peromyscus leucopus noveboracensis*. J. Mamm. 51, 191—194.
- NIETHAMMER, J. (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). Z. zool. System. Evolforsch. 7, 77—127.
- ZIMMERMANN, K. (1954): Fraßspuren von Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis* (Meldior 1834) und Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* (Linné 1758). Säugetierk. Mitt. 2, 34.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. J. NIETHAMMER, 5309 Merl, Lindenweg 17

## Untersuchungen zur Populationsdynamik einiger Kleinsäuger unter besonderer Berücksichtigung der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779)

Eine Gewöllanalyse

VON DETLEF REISE

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel  
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre*

*Eingang des Ms. 2. 2. 1972*

### I. Einleitung

Ziel dieser Arbeit ist es, auf der Grundlage von Gewöllanalysen zu weiterreichenden Einblicken in das populationsdynamische Geschehen bei Kleinsäugetern, insbesondere bei der Feldmaus, zu gelangen. Nachdem die Gewöllforschung zunächst zur Lösung ernährungsökologischer Fragen bei Raubvögeln herangezogen wurde (TINBERGEN 1933, UTTENDÖRFER 1939), hat sie bald auch zur Klärung faunistischer (HUSSON 1949, KAHMANN 1953, RICHTER 1957, NIETHAMMER 1960, v. KNORRE 1961, REICHSTEIN 1970) und populationsdynamischer Fragestellungen beitragen können. In diesem Zusammenhang sind die Arbeiten von ZIMMERMANN (1955, 1963) und BECKER (1958) zu erwähnen, in denen Ergebnisse populationsanalytischer Untersuchungen an Feldmäusen vorgelegt werden. ZIMMERMANN bediente sich dabei der Gewölle von Waldohreulen von Fundplätzen bei Berlin, BECKER der Gewölle von Schleiereulen aus der Umgebung von Leipzig und Bremen. In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch unternommen, die Populationsentwicklung der Feldmaus in drei ökologisch verschiedenen Gebieten Schleswig-Holsteins über mehrere Jahre hinweg zu verfolgen, wobei besonderes Gewicht auf einen Vergleich der Entwicklung von Populationen unterschiedlicher Herkunft gelegt wurde.

Ermöglicht wurde diese Arbeit durch Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE, für sein ständiges Interesse und seine Unterstützung bin ich zu Dank verbunden. Herrn Dr. H. REICHSTEIN gebührt Dank für viele Anregungen und Diskussionen, die die Untersuchungen stets förder-

ten. Material für Vergleichsmessungen überließen mir freundlicherweise Herr Dr. F. FRANK (Braunschweig) und Herr Dr. BRAESTRUP (Kopenhagen). Ein ganz besonderer Dank gilt aber meiner Mutter, die ständig bei der zeitraubenden Gewöllauswertung half.

## II. Untersuchungsgebiete

1. In *Hennstedt* (bei Heide, Holstein; Westküste) begannen die Aufsammlungen 1962. Das Jagdgebiet der Eulen umfaßte die in die Eiderniederungen abfallenden Sander und die angrenzenden, noch relativ trockenen Wiesen der Flußmarsch. Auf dem Rücken der Sander dehnen sich Getreide-, Rüben- und Gemüsegelder aus. Daran grenzen die Dauerweiden und Ödlandstreifen der Flußmarsch, die in feuchten Bereichen in *Carex*-bestände übergehen. Als Tagesschlaf- und Brutplatz diente den Eulen eine ungefähr 20 Jahre alte Fichtenschonung. *Hennstedt* liegt im atlantischen Klimakeil, der von CHRISTIANSEN (1959) charakterisiert wird. Eine hohe Niederschlagsmenge führt hier oft zu Überschwemmungen der gesamten Flußmarsch.
2. In *Husby* (bei Flensburg, Angeln; Ostseeküste) wurde (1960) 1962 mit den Aufsammlungen begonnen. *Husby* liegt in der aufgelockerten Knicklandschaft Angelns. Jagdgebiete der Eulen waren hier Dauerweiden und Ackerflächen. Die Knicks dienen vor allem während des Winters als Refugien für die Kleinsäuger. Eine fünfzehnjährige Fichtenschonung bildete den Standort und Brutplatz der Waldohreulen. Die freien Rücken der Jungmoräne liegen an der Nordostgrenze des atlantischen Klimakeils. Die hohen Niederschlagsmengen führen auf dem lehmigen Sandboden nicht zu Überschwemmungen, da das Wasser schnell abfließt.
3. In *Neumünster* (Holstein) begannen die Aufsammlungen 1963. Die weiten, vor der Mündung eines Tunneltales der letzten Vereisung liegenden Sanderflächen werden vom kontinentalen Klima beeinflusst (CHRISTIANSEN 1955). Ein kleines, etwa 30 Jahre altes Kiefern-Fichtenwäldchen diente den Waldohreulen als Brutgebiet. Es ist auf der Westseite durch bebaute Grundstücke begrenzt, nach Osten ragt es in eine freie, offene Knicklandschaft. Auf dem recht leichten Sandboden wechseln Kartoffel- und Getreidefelder miteinander ab. Zum Hauptjagdgebiet der Eulen gehört ein breiter, zugewachsener Feldweg von ungefähr drei Kilometer Länge.

## III. Material und Methodik

Gewölle der Waldohreule (*Asio otus*) bildeten die Grundlage vorliegender Untersuchungen. Sie ergaben 17 262 Beutetiere für *Hennstedt*, *Husby* und *Neumünster*, 1384 für *Sylt* und *Pagensand* (Tab. 1). Außerdem wurden Feldmäuse aus Oldenburger Zuchten und Erdmäuse

Tabelle 1

Die Anteile der Arten im untersuchten Gewöllmaterial

Arten	Anzahl	%
<i>Talpa europaea</i>	46	0,2
<i>Sorex araneus</i>	269	1,4
<i>Sorex minutus</i>	31	0,2
<i>Neomys fodiens</i>	7	+
<i>Micromys minutus</i>	497	2,7
<i>Apodemus spec.</i>	3 322	17,8
<i>Mus musculus</i>	12	0,1
<i>Rattus spec.</i>	192	1,1
<i>Clethrionomys glareolus</i>	237	1,3
<i>Arvicola terrestris</i>	177	0,9
<i>Microtus arvalis</i>	11 486	61,8
<i>Microtus agrestis</i>	1 668	8,9
<i>Mustela nivalis</i>	1	+
Aves	701	3,7
Summe	18 646	100,1

dänischer Herkunft untersucht. Nur Feld-, Erd- und Waldmaus wurden für populationsdynamische Fragen herausgegriffen, da allein sie in größerer Individuenzahl vorlagen.

Es ist an dieser Stelle angezeigt, auf die Problematik hinzuweisen, mit der das Sammeln von Waldohreulengewöll behaftet ist. BECKER (1958) stellte bereits fest, daß die Waldohreulen vorwiegend einzeln brüten und nach der Brutzeit umherstreuen. Das Gewöllsammeln im Sommer ist deshalb sehr zeitraubend, in jedem Falle aber unergiebig. Erst im Herbst beginnen sich die Eulen zu sammeln, um in sogenannten Wintergemeinschaften beisammenzubleiben. Je kälter der Winter, um so größer werden diese Verbände in guten

Jagdbiotopen. So konnten in Hennstedt in dem strengen Winter 1962/63 bis zu 28 Eulen am Sammelort beobachtet werden. Zwischen der Eulenhäufigkeit und der Feldmausdichte hat im Untersuchungsgebiet keine Korrelation bestanden. Nur die Anzahl der Jungtiere weist auf einen solchen Zusammenhang hin (s. Tab. 2, auch WENDLAND 1963).

Gesammelt wurde in zweimonatigen Intervallen an drei verschiedenen Orten gleichzeitig. Die Datierung des Materials in den nachfolgenden Tabellen und Grafiken wurde so vorgenommen, daß die jeweiligen Daten die Periode kennzeichnen, während der die Beutetiere noch lebten. Das im Mai/Juni gesammelte Material erscheint also unter März/April. Das gesamte Gewöllmaterial wurde manuell auseinandergenommen, um die Knochenreste zu schonen und für bestimmte Fragestellungen die Einheit von Ober- und Unterkiefer und Beckenknochen zu bewahren. Gemessen wurden am Schädel mit

einem zehnfach vergrößerten Meßbinokular folgende Abstände: 1. die Diastema-Länge (vom Hinterrand der Incisiv-Alveole bis zum Vorderrand der Molaren-Alveole); 2. die Länge der oberen Molarenreihe (vom Vorder- bis zum Hinterrand der Molaren-Alveole), und 3. Länge des linken Unterkiefers (vom Hinterrand der Incisiv-Alveole bis zum Ende des Condylus).

Die Bestimmung von Feld- und Erdmaus erfolgte mühelos an Hand der Oberkiefer (M<sup>2</sup>-Schlingenmuster). Eine Zuordnung loser Unterkiefer zu einer der beiden Arten mit Hilfe der als artcharakteristisch angesehenen Lage des Foramen mandibulare hat sich nicht fehlerfrei durchführen lassen, da nach Auszählung von Ober- und Unterkiefern die Unterkiefer von *M. agrestis* stark in der Minderzahl waren. Mit anderen Worten: Ein Teil der Erdmausunterkiefer wurde unter die Feldmausunterkiefer eingereiht. Ursache ist eine gewisse Variabilität der Lage des Foramen mandibulare, wie sich bei Prüfung von Gewöllmaterial aus feldmausfreien Gebieten Dänemarks (Seeland) herausgestellt hat. Nur 911 (= 64%) von 1422 Erdmausunterkiefern hatten das Foramen mandibulare in der typischen Lage, nämlich auf dem Zahnkanal des Schneidezahnes. Auch bei einheimischem Material wird also eine gewisse Variabilität zu erwarten sein. Daher wurde eine Arttrennung am Unterkiefer nur dann vorgenommen, wenn dieser im Gewöll eindeutig einem Erdmausoberkiefer zugeordnet werden konnte. In jüngster Zeit hat DIENSKÉ (1969) an niederländischem Material ebenfalls zeigen können, daß eine eindeutige Zuordnung an Hand des Foramen mandibulare nicht immer möglich ist.

Tabelle 2  
Häufigkeit der Waldohreulen im Untersuchungsgebiet  
( ) = Nestlinge

Jahr	Monate	Hennstedt	Husby	Neumünster
1960	1./ 2.		15	
	3./ 4.		15	
1961	1./ 2.		12	
	3./ 4.		4	
1962	3./ 4.	2	6	
	5./ 6.	2 (2)	4 (5)	
	7./ 8.	1	2 (1)	
	9./10.	6	1	
	11./12.	12	8	
1963	1./ 2.	28	12	
	3./ 4.	25	2	2
	5./ 6.	2 (3)	1	1
	7./ 8.	1		
	9./10.	2	1	3
1964	11./12.	6	15	3
	1./ 2.		24	
	3./ 4.	15	4	5
	5./ 6.	2	4 (5)	2 (2)
	7./ 8.	1	2	
1965	9./10.	8	1	1
	11./12.	1	9	1
	1./ 2.	1	12	1
	3./ 4.	2	2	2

## IV. Ergebnisse

### A. Die Beutetiere im Gewöllmaterial

Über die Häufigkeitsverteilung der Beutetiere in Waldohreulengewöllern ist bereits von UTTENDÖRFER und seinen Mitarbeitern (1939, 1952), später noch einmal von

ZIMMERMANN (1963) und WENDLAND (1965) berichtet worden. Die Untersuchungen erstreckten sich vorwiegend auf Mittel- und Ostdeutschland. Ergänzend sollen hier Ergebnisse aus dem Gewöllmaterial von Waldohreulen des nördlichsten Teiles von Deutschland vorgelegt werden.

### 1. Der Artenanteil in den verschiedenen Lebensräumen

Die Ergebnisse der Gewöllanalysen sind in Tabelle 3 summarisch dargestellt, dazu zum Vergleich die Angaben ZIMMERMANNs für Rehbrücke und Sumt, die von WENDLAND für den Grunewald in Berlin und die UTTENDÖRFERS vorwiegend aus Ostdeutschland. Hieraus ist ersichtlich, daß die Feldmaus, *Microtus arvalis*, das Beutetier par excellence der Waldohreule ist: mit mehr als 50 % steht *Microtus arvalis* in allen Gebieten klar an der Spitze<sup>1</sup>.

Im allgemeinen gelten die Marschen, die in der wenig verbauten Landschaft ein optimales Nahrungsangebot aufweisen, als Feldmausplagegebiete; sie sollten daher besonders hohe Feldmausanteile in den Gewöllen erwarten lassen. Im Durchschnitt mehrerer Jahre zeigt sich jedoch das Gegenteil. Der Vergleich Hennstedt — Husby und Rehbrücke — Sumt ist hier aufschlußreich. In beiden Fällen weisen die Fundorte mit trockneren Biotypen (Husby bzw. Rehbrücke) den höheren Feldmausanteil auf: Husby 67 % — Hennstedt 51,8 %; Rehbrücke 78,7 % — Sumt 59,2 %. In dieses Schema fügt sich mit 65,3 % sehr gut auch Neumünster (trocknere Standorte) ein.

An zweiter Stelle in den Beutetierlisten rangiert die Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* (Tab. 3). Wegen der Schwierigkeit einer Trennung dieser Art von der Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis*, müssen beide Arten gemeinsam abgehandelt werden.

Tabelle 3

Prozentuale Anteile der Arten in verschiedenen Untersuchungsgebieten

Arten	Hennstedt	Husby	Neumünster	Sumt	Rehbrücke	Grunewald	Ostdeutschld.
<i>Talpa</i>	0,5	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	+
<i>Sx. araneus</i>	2,6	0,8	0,2	0,6	1,8	3,0	0,4
<i>Sx. minutus</i>	0,3	0,1	0,1	0,2	0,4	0,3	
<i>N. fodians</i>	0,1	+	—	+	+	—	+
<i>Cr. leucodon</i>	—	—	—	—	+	—	+
Chiroptera	—	—	—	+	+	0,1	+
<i>Lepus/Oryct.</i>	—	—	—	+	+	0,2	+
<i>Micromys min.</i>	3,2	1,1	0,6	1,2	0,8	1,9	
<i>Apodemus spec.</i>	18,8	18,0	24,5	19,1	10,2	22,4	9,3
<i>Mus musculus</i>	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	—	
<i>Rattus spec.</i>	0,6	1,8	0,1	0,2	+	—	+
<i>Cl. glareolus</i>	0,5	2,0	2,4	1,1	0,3	0,7	0,7
<i>Arvicola terr.</i>	2,0	0,1	0,5	0,8	0,1	0,7	0,3
<i>M. arvalis</i>	51,8	67,0	65,3	59,2	78,7	50,2	78,8
<i>M. agrestis</i>	14,2	6,6	3,4	6,6	1,6	10,9	2,6
<i>M. oeconomus</i>	—	—	—	6,8	4,0	0,3	0,4
<i>Mustela niv.</i>	—	+	—	—	+	—	+
Aves	5,6	2,6	2,6	3,9	1,7	9,2	7,4
Summen	7 664	7 959	1 639	6 991	24 308	1 833	64 866

<sup>1</sup> Ganz andere Verhältnisse liegen natürlich dort vor, wo das Hauptbeuteobjekt Feldmaus fehlt: auf der Nordfriesischen Insel Amrum (s. dazu KUMERLOEVE u. REMMERT und SCHNURRE u. MÄRZ).

Nun ist die Gelbhalsmaus in der Regel kein Beutetier der Waldohreule, sie wird in den Gewöllen des Waldkauzes sehr viel häufiger angetroffen (REISE 1964). Nur wenige adulte Stücke ließen sich (absolute Größe) im vorliegenden Material eindeutig als *Apodemus flavicollis* bestimmen. Das Auftreten der Waldmaus ist in den einzelnen Aufsammlungen recht unterschiedlich. Es besteht zwischen ihrer Häufigkeit und der von Feldmäusen insofern ein gewisser Zusammenhang, als hohen Feldmausanteilen im Gewöllmaterial niedrige Waldmausanteile gegenüberstehen (Abb. 1, 2, 3). Dieser Zusammenhang ist mehrfach erwiesen (BECKER 1958, ZIMMERMANN 1963).

Erst mit Abstand folgt die Erdmaus, *Microtus agrestis* (Tab. 3). Auch sie tritt im Gewöllmaterial keineswegs an allen Fundorten gleich häufig auf. So beträgt der *agrestis*-Anteil in Hennstedt 14,2 %, in Husby und Neumünster dagegen 6,6 % bzw. 3,4 %. Diese Unterschiede in der Häufigkeit erklären sich aus den unterschiedlichen ökologischen Verhältnissen der Sammelorte: in Hennstedt sind es die großen Carex- und Phragmitesbestände der Eiderniederung — die bevorzugten Lebensräume der Erdmaus —, die den Waldohreulen als Jagdgebiet dienen, in Husby und Neumünster sind entsprechende Biotope nicht vorhanden.

Das allgemein stärkere Auftreten der Erdmaus im Gewöllmaterial Schleswig-Holsteins als in dem anderer Gebiete (siehe Tab. 3) wird als Zeichen einer relativen Zunahme dieser Art gegenüber der Feldmaus zu werten sein; *Microtus agrestis* ist hier selbst in weniger typischen Lebensräumen (Husby und Neumünster) häufiger als in anderen Gebieten Deutschlands. Noch weiter im Norden — auf der jütischen Halbinsel — verschiebt sich das Verhältnis Erdmaus/Feldmaus immer mehr zu Gunsten von *Microtus agrestis*, bis schließlich am Limfjord die Verbreitungsgrenze von *Microtus arvalis* erreicht ist.

Der feuchtere Charakter der Niederungsbiotope bei Hennstedt bedingt auch ein relativ starkes Auftreten von *Arvicola terrestris*, *Sorex araneus* und *Micromys minutus*, die zusammen 7,8 % der Beutetiere ausmachen, gegenüber nur 2,0 % bzw. 1,3 % in Husby und Neumünster (siehe Tab. 3).

Die Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) ist in ihrem Vorkommen stark an gebüschreiche Biotope gebunden. Sie ist hier dem Zugriff der Eulen entzogen, und das erklärt ihr durchweg schwaches Auftreten in den Gewöllen (maximal 2,4 % in Neumünster). Ihr Anteil beläuft sich nach UTTENDÖRFER (1939) auf nur 0,7 %.

Hervorgehoben zu werden verdient, daß sich unter den 18 646 durchmusterten Beutetieren keine Nordische Wühlmaus befand. Ihr Vorkommen war zwar für Hennstedt nicht zu erwarten, immerhin jedoch für den östlichen Teil Schleswig-Holsteins (MOHR 1954). Daß *Microtus oeconomus* von der Waldohreule geschlagen wird, belegen die Angaben von ZIMMERMANN (1963) für den Raum Berlin (4,0 bzw. 6,8 %). Ob diese Art in Schleswig-Holstein heute überhaupt noch vorkommt, muß nach Angaben von REICHSTEIN (1970) fraglich erscheinen. Außer *Microtus oeconomus* fehlt in den schleswig-holsteinischen Gewöllen erwartungsgemäß auch *Crocodyura leucodon* (im Westen nördlichster Fundort Oldenburg). Die Artenlisten der weniger häufigen Beutetiere zeigen, einschließlich der Berlins, gute Übereinstimmung. Zwerg- und Wasserspitzmäuse sind in den Aufsammlungen ebenso vertreten wie Ratte und Hausmaus. Abweichend von Rehbrücke, Sumt und Grunewald wurden in den Gewöllen keine Fledermäuse gefunden. Der Vogelanteil ist dagegen „normal“. Er schwankt, wie noch gezeigt werden kann, im Jahresablauf allerdings ganz erheblich.

## 2. Die Schwankungen der Artenanteile im zeitlichen Ablauf

Wenden wir uns jetzt den Schwankungen zu, denen die Artenanteile in der Beute im Jahresverlauf und Ablauf der Jahre unterworfen sind (Abb. 1, 2, 3, Tab. 4, 5, 6).

Die neben den Gewöllsammlungen durchgeführten Dichtekontrollen an Feldmaus-

## Hennstedt

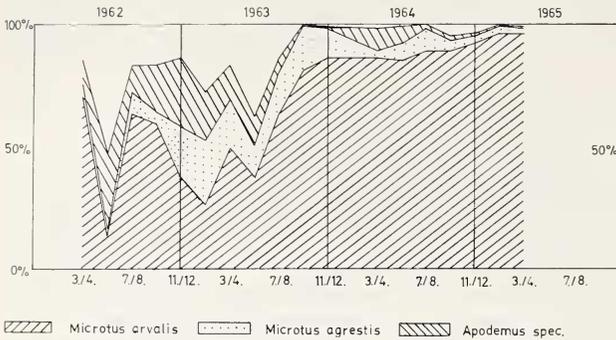


Abb. 1. Die Schwankungen in den Anteilen von *Microtus arvalis*, *Microtus agrestis*, *Apodemus spec.* und der übrigen Beutetiere in den Gewöllen der Waldohreule. — Hennstedt

## Husby

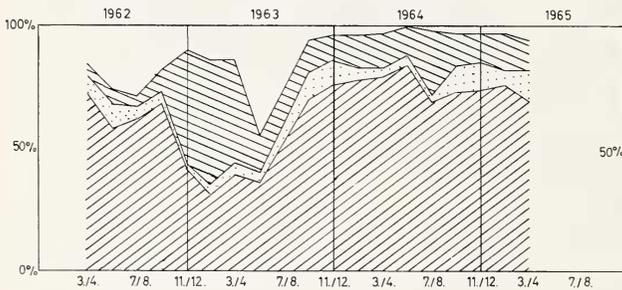


Abb. 2. Die Schwankungen in den Anteilen von *M. arvalis*, *M. agrestis*, *Apodemus spec.* und der übrigen Beutetiere in den Gewöllen der Waldohreule. — Husby

## Neumünster

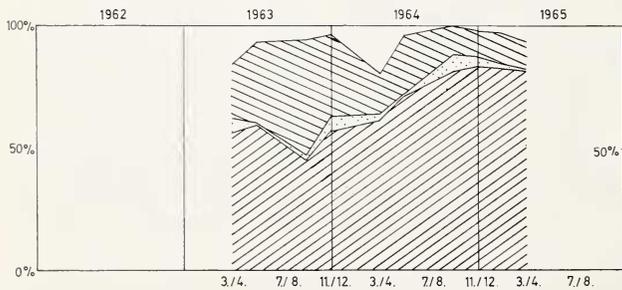


Abb. 3. Die Schwankungen in den Anteilen von *M. arvalis*, *M. agrestis*, *Apodemus spec.* und der übrigen Beutetiere in den Gewöllen der Waldohreule. — Neumünster

populationen haben eindeutig erwiesen: je höher die Siedlungsdichte der Feldmaus, umso stärker ihr Anteil in den Gewöllen, umso geringer derjenige anderer Arten (BECKER 1958, ZIMMERMANN 1963). Feldmauspopulationsdichten lassen sich also in der Regel unmittelbar aus den Beutetierlisten der Waldohreulen ablesen. Schwankungen in der Häufigkeit anderer Arten sind dann bis zu einem gewissen Grade nur als Folge der Feldmausdichteschwankungen anzusehen.

## Hennstedt

Die Entwicklung in Hennstedt ist gekennzeichnet durch einen von Anfang 1963 bis 1965 ansteigenden Feldmausanteil. Im Zusammenhang damit nehmen erwartungsgemäß die Anteile der anderen Arten ab, seltenere Formen verschwinden sogar völlig aus den Beutetierlisten: *Talpa*, *Neomys*, *Micromys*, *Clethrionomys*, *Arvicola* (Tab. 4, Abb. 1).

Im außerordentlich feldmausarmen Frühsommer 1962 (Mai/Juni 13%) haben die Waldohreulen nicht nur auf andere Kleinsäuger, sondern auch auf Vögel ausweichen müssen; zu keinem anderen Zeitpunkt und in keiner anderen Aufsammlung war ihr Anteil so hoch (34,3%). Nur einmal noch, nämlich im Frühsommer 1963 treten in Husby Singvögel in

Tabelle 4  
Hennstedt: Prozentuale Anteile der Arten in den einzelnen Aufsammlungen

Arten	1962				1963				1964				1965				Summen				
	3./4.	5./6.	7./8.	9./10.	11./12.	1./2.	3./4.	5./6.	7./8.	9./10.	11./12.	1./2.	3./4.	5./6.	7./8.	9./10.		11./12.	1./2.	3./4.	
<i>Talpa</i>	—	1	—	—	1	1	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39
<i>Sx. araneus</i>	—	1	1	1	1	7	2	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	197
<i>Sx. minutus</i>	—	1	—	+	+	1	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23
<i>N. fodiens</i>	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
<i>Microtus min.</i>	—	+	1	8	7	3	3	4	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	240
<i>Apodemus spec.</i>	10	31	11	19	28	20	14	42	6	2	+	9	7	2	2	2	1	1	1	1	1441
<i>Mus musculus</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
<i>Rattus spec.</i>	—	—	—	3	—	1	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	45
<i>Cl. glareolus</i>	—	1	1	+	+	1	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37
<i>Arvicola terr.</i>	—	3	1	2	3	4	2	+	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	151
<i>M. arvalis</i>	70	13	63	59	38	26	49	37	63	81	86	86	85	89	89	89	92	96	96	96	3959
<i>M. agrestis</i>	5	2	9	5	20	26	20	8	17	18	12	3	7	9	4	4	3	3	3	2	1087
<i>Aves</i>	14	34	12	2	3	7	8	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	433
Summen	263	315	172	571	1275	1537	733	829	149	200	413	451	138	115	84	157	127	187	187	7664	

großer Zahl in den Gewöllen auf (30,2%). Im „Normalfall“ werden 5% nicht überschritten. Vögel sind ausgesprochene „Ersatzbeutetiere“.

#### Husby

Wie aus Tab. 5 und Abb. 2 ersichtlich ist, erreichen — von einer Ausnahme abgesehen (März/April 1960) — die Feldmausanteile hier keine so hohen Werte wie in Hennstedt, wohl ein Anzeichen dafür, daß in Husby der Feldmausmassenwechsel weniger stark ausgeprägt ist. Dies stünde in Einklang mit Angaben von FRANK (1953), wonach eine stärker gegliederte Landschaft (Knicklandschaft in Husby) extremen Dichteschwankungen abträglich ist. Die Erdmaus ist in Husby — im Gegensatz zu Hennstedt — in den Aufsammlungen der verschiedenen Jahre gleichmäßig schwach vertreten, nur im Herbst 1963 und 1964 und im Frühjahr 1965 werden mehr als 10% erreicht.

Beträchtlichen Häufigkeitsschwankungen sind dagegen die Waldmäuse unterworfen. Die Variationsbreite reicht hier von 5% (im Frühjahr 1962) bis über 50% (!) im Januar/Februar 1963. Diese starke Zunahme korrespondiert ganz eindeutig mit einer ebensolchen Abnahme der Feldmäuse in den Gewöllen: mit 31% erreicht *Microtus arvalis* im Januar/Februar

Tabelle 5  
Husby: Prozentuale Anteile der Arten in den einzelnen Aufsammlungen

Arten	1960			1961			1962			1963			1964			1965			Summen				
	1./2.	3./4.	11./12.	1./2.	3./4.	11./12.	1./2.	3./4.	5./6.	7./8.	9./10.	11./12.	1./2.	3./4.	5./6.	7./8.	9./10.	11./12.		1./2.	3./4.		
<i>Talpa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	
<i>Sx. araneus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	61	
<i>Sx. minutus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	
<i>N. fodiens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
<i>Micromys min.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	86	
<i>Apodemus spec.</i>	6	5	11	28	5	6	4	9	47	51	13	10	13	14	12	26	13	12	15	11	11	1431	
<i>Mus musculus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	
<i>Rattus spec.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	143	
<i>Cl. glareolus</i>	2	1	3	3	3	9	1	2	—	—	—	2	1	2	1	1	2	2	2	3	3	161	
<i>Arvicola terr.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	
<i>M. arvalis</i>	85	92	82	34	72	58	62	68	41	31	39	76	78	79	84	69	73	74	76	69	69	5324	
<i>M. agrestis</i>	5	2	5	8	7	10	7	5	2	4	4	11	10	5	4	3	11	11	6	13	13	523	
<i>Mustela nro.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Aves	1	+	—	22	2	4	—	5	3	6	10	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	203	
Summen	314	250	340	118	711	415	148	98	561	586	388	53	64	1125	493	407	285	305	190	437	481	190	7959

1963 den niedrigsten Stand in Husby. Noch sehr viel schwächer war sie lediglich im Mai/Juni 1962 in Hennstedt vertreten (13 %); als „Ersatzbeutetiere“ sind hier neben der Waldmaus (31 %) die Vögel (34 %) aufgetreten.

Das Vorkommen von Ratten in den Husbyer Gewöllen hängt wahrscheinlich mit einer im Jagdgebiet der Eulen liegenden Abdeckerei zusammen.

#### Neumünster

In großen Zügen ähneln die Verhältnisse in Neumünster (Tab. 6, Abb. 3) denen in Husby. Die Feldmausanteile nehmen im Untersuchungszeitraum allerdings gleichmäßiger zu, aber auch hier erreichen sie mit 83 %

(November/Dezember 1964) schon ihren höchsten Wert. Wie in Husby, so sind auch in Neumünster die geringeren relativen Schwankungen der Feldmausanteile in der Beute der Eulen in der stärkeren Landschaftsgliederung, also in dem weniger stark ausgeprägten Massenwechsel zu suchen. Die Erdmaus kommt mit geringen Schwankungen in allen Aufsammlungen vor. Das gleiche trifft für die Röteldmaus und die Vögel zu. Dagegen sind die Waldmausanteile auch in Neumünster großen Schwankungen unterworfen (11 bis 47 %), wobei zumin-

Tabelle 6

Neumünster: Prozentuale Anteile der Arten in den einzelnen Aufsammlungen

Jahr	1963				1964				1965		Summen
	3./ 4.	5./ 6.	9./10.	11./12.	3./ 4.	5./ 6.	9./10.	11./12.	1./ 2.	3./ 4.	
<i>Talpa</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Sx. araneus</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
<i>Sx. minutus</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	1
<i>Micromys min.</i>	2	1	—	1	2	—	—	—	—	—	10
<i>Apodemus spec.</i>	22	33	47	33	16	24	12	11	13	11	402
<i>Mus musculus</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Rattus spec.</i>	—	—	+	—	—	—	1	—	—	—	2
<i>Cl. glareolus</i>	2	5	1	2	10	1	1	—	1	3	39
<i>Arvicola terr.</i>	3	1	—	+	—	—	—	—	—	—	8
<i>M. arvalis</i>	56	59	45	57	61	71	81	83	82	81	1074
<i>M. agrestis</i>	6	1	2	6	3	1	7	4	2	1	56
<i>Aves</i>	7	—	3	1	2	3	1	2	3	3	42
Summen	179	95	243	255	161	161	134	135	128	150	1639

dest in großen Zügen einer Abnahme von *Apodemus* eine Zunahme von *M. arvalis* entspricht.

### 3. Diskussion der Befunde

Die Analyse der Beutetierlisten von Waldohreulen hat folgendes gezeigt: Die Feldmaus ist *das* Beutetier der Waldohreule. Alle anderen Arten spielen eine untergeordnete Rolle. Die Artenzusammensetzung wird in starkem Maße vom Biotop bestimmt. Hennstedt zeigt mit seiner größeren Vielfalt der Biotope (kultivierte Flächen, trockene und feuchte Odlandstreifen) einen größeren Artenreichtum als Husby und Neumünster mit den mehr trockeneren, von Knicks gesäumten Acker- und Wiesenflächen. Es treten erhebliche Schwankungen sowohl in den Anteilen der einzelnen Arten wie auch in der Artenzahl in zeitlicher Abfolge auf. Das wird besonders in Hennstedt deutlich, wo Biotopverhältnisse vorliegen, die dem Feldmausmassenwechsel förderlich sind.

### B. Die Populationsdynamik der Feldmaus

Unter dem Begriff der Populationsdynamik sind alle diejenigen Veränderungen zu verstehen, die in zeitlicher Abfolge innerhalb einer Population auftreten und ihre Entwicklung beeinflussen. Es handelt sich um Dichteschwankungen ebenso wie um Abwandlungen in der Alterszusammensetzung oder in der nach dem Geschlecht, um Schwankungen in der Fortpflanzungstätigkeit, der Größenzusammensetzung, Geburtsrate u. a. mehr. Nach diesen Richtungen hin ist die Feldmaus in den letzten beiden Jahrzehnten eingehenden Analysen unterzogen worden. Die Klärung der Ursachen zyklischer Übervermehrungen stellte dabei das Hauptanliegen der Forschungsarbeiten dar (STEIN 1952, 1953, FRANK 1953—1964, HEROLD 1954, PELIKAN 1955, 1959, WIJNGAARDEN 1955, 1957, 1960 BERNARD 1960, REICHSTEIN 1960 a u. b, 1964). Zahlreich sind auch die Arbeiten, die sich der gleichen Problematik bei anderen Tierarten zuwandten (BAKER 1932, HAMILTON 1937, BLAIR 1948, CALHOUN u. a. 1953, COLE LAMONT 1954, LACK 1954, CLARKE 1955, GODEFREY 1955, KOSKIMES 1955, HOFFMANN 1958). Die Vielfalt der Probleme erforderte die Anwendung verschiedenster Methoden, wie z. B. Laborversuche (FRANK, REICHSTEIN, WIJNGAARDEN,

ZIMMERMANN), Freilandversuche mit Schlagfallen (ANDRZEJEWSKI, FRANK, REICHSTEIN, STEIN, WIJNGAARDEN, ZIMMERMANN), Freigehege- und Freilandversuche mit individuellen Markierungen (FRANK, REICHSTEIN, WIJNGAARDEN) und Gewöllanalysen (BECKER, ZIMMERMANN).

### 1. Die Dichteschwankungen der Feldmaus

Nach FRANK (1953) sind bei den Dichteschwankungen der Feldmaus zwei Rhythmen zu unterscheiden: der Jahres- und der Massenwechselrhythmus. Der Jahresrhythmus, also die jährliche Dichteschwankung, wird bestimmt durch die Vermehrungsperiode der Feldmaus: Mit Beginn der Fortpflanzung im Februar/März steigt die Dichte, zum Ende hin (Oktober) sinkt sie wieder ab. Der Fortpflanzungsbeginn scheint bis zu einem gewissen Grade temperaturabhängig zu sein (BASCHENINA 1953, REICHSTEIN 1960b.). Extreme Klimaverhältnisse unterbrechen gelegentlich diesen normalen Entwicklungsverlauf. Unter günstigen Umständen kann es zu Wintervermehrungen kommen, was nicht ohne Einfluß auf die Populationsentwicklung des darauffolgenden Jahres ist (STEIN 1957, ZIMMERMANN 1960, FRANK 1964, REICHSTEIN 1964).

Neben diese im Jahresrhythmus auftretenden Populationsschwankungen treten solche Dichteschwankungen, die einen mehrjährigen Zyklus aufweisen, also erst nach Ablauf mehrerer Jahre zu extrem hohen Siedlungsdichten führen. Diese Vorgänge werden als Massenwechselrhythmus bezeichnet. Das wesentliche Kennzeichen einer solchen Entwicklung ist der auf den Kulminationspunkt folgende, meist drastische Zusammenbruch einer Population, den nur ein sehr geringer Teil der Individuen überlebt.

Die Feldmaus erweist sich als ein Kleinsäuger, dessen Bestandsdichte am Beuteanteil in den Waldohreulengewöllen abgelesen werden kann (ZIMMERMANN 1963). Es handelt sich hierbei natürlich nicht um die tatsächliche Populationsdichte (die in der Regel an der Zahl der Individuen pro Flächeneinheit gemessen wird), sondern um relative Werte, mit deren Hilfe jedoch Entwicklungstendenzen aufgezeigt werden können. Man muß allerdings in Betracht ziehen, daß der Feldmausanteil in den Gewöllen gelegentlich auch durch andere Faktoren als nur durch die Populationsdichte bestimmt werden kann (Witterung, Deckungsmöglichkeit u. ä.).

#### Hennstedt

Wie aus Abb. 1 und Tab. 4 ersichtlich ist, nahm die Populationsentwicklung der Feldmaus folgenden Verlauf: Im Frühjahr 1962 brach nach Angaben von Bauern und eigenen Beobachtungen die Population zusammen. Das spiegelt sich im außerordentlich niedrigen *arvalis*-Anteil des Gewöllmaterials wider (Mai/Juni 13 %). Die Population erholte sich zum Sommer hin wieder (Juli/August 63 %), ging dann aber bis zum Beginn der Fortpflanzungsperiode des nächsten Jahres erneut zurück.

An dieser Stelle muß darauf hingewiesen werden, daß die niedrigen Feldmaus-Anteile im Januar/Februar 1963 (26 %) wohl nicht allein eine Folge besonders niedriger Bestandsdichte, sondern auch der hohen Schneedecke des Winters 1962/63 anzulasten sind, die die Feldmäuse dem Zugriff der Eulen zum Teil entzog.

Die weitere Entwicklung der Feldmauspopulationen in Hennstedt ist gekennzeichnet durch einen raschen Populationsaufbau im Verlauf des Jahres 1963; der Anteil von *Microtus arvalis* in den Gewöllen steigt von 37 % im Mai/Juni auf 68 % im November/Dezember. Er nimmt auch im folgenden Jahr bis zum Frühjahr 1965 ständig zu (96 %). Der unmittelbar darauffolgende Zusammenbruch war so einschneidend, daß die Waldohreulen abwanderten und weiteres Material nicht beizubringen war. Die in der Flußmarsch lebenden Populationen wurden schon im Oktober 1964 durch eine Überschwemmung vernichtet.

*Husby*

Die Feldmauspopulationen in Husby standen mit Unterbrechungen seit dem Frühjahr 1960 unter Kontrolle, kontinuierlich dann seit dem Frühjahr 1962 (Abb. 2, Tab. 5).

Im Frühjahr 1960 lag eine bemerkenswerte Dichte vor, die zu einer Kulmination der Populationsentwicklung im gleichen Jahre führen mußte. Tatsächlich erfolgte auch im Winter 1960/61 der Zusammenbruch, worauf die 34 % *arvalis*-Anteile in der Märzauflistung 1961 hinwies. Bis zum März/April 1962 haben sich die Populationen allerdings schon gut erholt (72 %), wohl als Folge des außergewöhnlich milden Winters 1961/62 (Tab. 7): die durchschnittliche Januar­temperatur lag 2,5° über dem langjährigen Mittel. Dagegen war der Juli um 3° zu kalt, was die weitere Populationsentwicklung beeinträchtigte.

Vergleicht man von Herbst 1962 an die Entwicklung von Husby mit der von Hennstedt, so fällt eine bemerkenswerte Übereinstimmung in den Schwankungen der *arvalis*-Anteile auf: in beiden Gebieten kommt es im Winter 1962/63 zu einer Reduktion der Feldmäuse, wobei der niedrigste Stand jeweils im Januar/Februar erreicht wird. Vom Sommer 1963 an nehmen die Feldmaus-Anteile dann ständig zu, sie fallen auch im darauffolgenden Winter 1963/64 nicht wieder ab. Die Parallelität der Entwicklung wird erst im Sommer 1964 unterbrochen: während in Hennstedt die Siedlungsdichte offensichtlich weiter zunimmt und erst im Frühjahr 1965 einen Höhepunkt erreicht (96 %), werden in Husby die höchsten Anteile schon im Sommer 1964 registriert (84 %). Die Feldmaus-Häufigkeit nimmt dann auf etwa 70 % ab (vielleicht eine Folge des sehr niederschlagsreichen Juni 1964 in Husby), bleibt aber bis zum Frühjahr des folgenden Jahres auf annähernd diesem Niveau. Auch hier erfolgte 1965 der Zusammenbruch.

*Neumünster*

Die Verhältnisse in Neumünster (Abb. 3) ähneln denen in Husby weitgehend, jedoch läßt der geringe Materialumfang (Tab. 6) die Entwicklung nicht klar genug erkennen. Im gesamten Beobachtungszeitraum ist eine Zunahme der Feldmäuse zu verzeichnen. Auch hier brach die Population 1965 zusammen.

Was läßt sich nun über die gleichzeitige Populationsentwicklung in anderen Teilen Deutschlands aussagen? Ausführliche Erhebungen — durchgeführt auf der Grundlage eines von STEIN u. REICHSTEIN (1957) vorgeschlagenen Verfahrens — liegen für das Gebiet der DDR vor (MUSURAT u. STEPHAN 1960–1966). Dort kam es im Sommer/Herbst 1961 in weiten Teilen des Landes zu einer für die Landwirtschaft teilweise verheerenden Massenvermehrung, obwohl im Frühjahr desselben Jahres die Siedlungsdichte noch niedrig war. Im Winter 1961/62 erfolgte dann der Zusammenbruch, so daß die Feldmausbestände des Jahres 1962 (auch noch im Herbst) erwartungsgemäß niedrig waren. Die nächste Übervermehrung wurde dann schon im Sommer/Herbst 1963 registriert, aber auch die Fangergebnisse aus dem gleichen Zeitraum des folgenden Jahres (1964) lassen auf einen stellenweise hohen Feldmausbefall schließen. Im Frühjahr 1965 ist die Populationsdichte wieder außerordentlich gering; bemerkenswert erscheint, daß sie bis zum Herbst des gleichen Jahres nicht wesentlich zunimmt, ein Parallellfall zum Jahre 1962. Der nächste Feldmausgipfel war dann 1966.

Nicht unerwähnt bleiben darf, daß es in den südlichen Teilen der DDR (also in Sachsen, Thüringen und Sachsen-Anhalt) zu durchweg stärkerem Feldmausauf­treten kommt, als in den nördlichen Gebieten. Besonders ausgeprägt waren diese Unterschiede in den Jahren 1963 und 1966. Welche Ursachen ihnen zugrunde liegen, kann hier nicht näher analysiert werden.

Soweit diesen Angaben zu entnehmen ist, hat die Populationsentwicklung in Mit-

teldeutschland teilweise einen anderen Verlauf genommen als in Schleswig-Holstein. Übereinstimmung scheint nur im Jahre 1963 zu bestehen, in dem es sowohl in Schleswig-Holstein als auch in weiten Teilen der DDR vom Frühjahr zum Herbst zu einer erheblichen Steigerung der Bestandsdichte gekommen ist. Die winterliche Bestandsreduzierung — eigentlich ein fester Bestandteil der jährlich sich wiederholenden Dichtezyklus — hat zwar 1963/64 in Mitteldeutschland stattgefunden (wie durch Fangkontrollen eindeutig belegt ist), zeichnet sich jedoch in Schleswig-Holstein am Gewöllmaterial nicht ab: der *arvalis*-Anteil bleibt vom November/Dezember 1963 bis zum Sommer 1964 konstant, er nimmt sogar stellenweise (Hennstedt, Neumünster) bis zum Winter 1964/65 noch zu. Es handelt sich hierbei zweifellos um keinen Zufallsbefund, denn die drei Untersuchungsgebiete stimmen hierin gut überein.

Da nach allen vorliegenden Beobachtungen und Erfahrungen hohe Feldmausanteile in Gewöllern hohe Populationsdichte anzeigen, können wir davon ausgehen, daß die Feldmausdichte der Gebiete um Hennstedt, Husby und Neumünster tatsächlich auch im Frühjahr 1964 und dem darauffolgenden Sommer bemerkenswerte Ausmaße erreichte.

## 2. Die Problematik der Altersgliederung einer Feldmauspopulation

Solange es Merkmale gibt, die altersabhängige Veränderungen zeigen, bereitet eine Altersgruppierung keine Schwierigkeiten. Ein wichtiges Hilfsmittel ist der Abkautungsgrad der Backenzähne (FELTEN 1952, ADAMCZEWSKA 1959). Dieses Verfahren muß dort versagen, wo ständige Neubildung die Abnutzung ausgleicht, z. B. bei der Gruppe der Microtinen, deren Molaren infolge fehlenden Wurzelschlusses ständig nachwachsen (SPERBER 1948). (Ausnahmen: *Clethrionomys glareolus* und *Ondatra zibethicus*, bei denen sich die Zähne mit zunehmendem Alter „bewurzeln“.)

Um hier Abhilfe zu schaffen, haben FRANK und ZIMMERMANN (1957) in umfangreichen Laborzuchten überprüft, ob zwischen dem Lebensalter von Feldmäusen und ihrer körperlichen Entwicklung (Gewicht, Körperlänge, Schädelgröße, Cristaausbildung usw.) eine korrelative Beziehung besteht. Das ist nicht der Fall, denn zusammenfassend wird festgestellt, daß „eine zuverlässige Altersbestimmung von Wildtieren bis auf weiteres nur mit Hilfe individueller Markierungen möglich ist“ (s. auch BASCHENINA 1953).

Damit ist es also unmöglich, das Alter von Einzeltieren an Hand der vorliegenden Knochen zu bestimmen. Unter diesen Umständen kann das Gewöllmaterial nur in Größenklassen gegliedert werden. Die unteren Größenklassen repräsentieren dann die Masse der Jungtiere, die oberen Klassen die älteren Tiere. Als Maßstab für die Größe dient die Unterkieferlänge. In Anlehnung an ZIMMERMANN (1955) wird im folgenden das Material in fünf Größenklassen gegliedert:

- |             |                     |
|-------------|---------------------|
| I. Klasse   | — 12,0 mm           |
| II. Klasse  | 12,1 mm — 13,0 mm   |
| III. Klasse | 13,1 mm — 14,0 mm   |
| IV. Klasse  | 14,1 mm — 15,0 mm   |
| V. Klasse   | 15,1 mm und darüber |

## 3. Die Körpergrößenschwankungen der Feldmaus im zeitlichen Ablauf

Die neuere Populationsforschung an Kleinsäugetieren hat einen bemerkenswerten Befund aufgedeckt. Nach übereinstimmenden Angaben von CHITTY (1952, 1955), ZIMMERMANN (1955), STEIN (1956) und ZEJDA (1961) besteht zwischen der durchschnittlichen Körpergröße einer Population und ihrer Siedlungsdichte folgender Zusammenhang: In Jahren hoher Dichte ist die Körpergröße relativ hoch, in den Jahren nach einem

Tabelle 7  
 Temperaturen und Niederschläge  
 (Mitteilungen des Wetteramtes Schleswig)

Jahr	Monat	Temperatur Abweichung von der Norm	Hennstedt Niederschläge mehrj. Durchschnitt in Prozenten	Husby Niederschläge mehrj. Durchschnitt in Prozenten	Neumünster Niederschläge mehrj. Durchschnitt in Prozenten
1962	1.	+ 2,5	+ 114	+ 167	+ 59
	2.	+ 1,4	+ 16	+ 43	+ 32
	3.	— 2,2	— 26	— 46	— 20
	4.	— 0,4	+ 11	+ 40	+ 29
	5.	— 2,2	+ 88	+ 59	+ 58
	6.	— 1,6	— 50	— 25	— 40
	7.	— 3,0	+ 29	+ 64	+ 17
	8.	— 2,3	— 5	+ 39	+ 50
	9.	— 1,4	0	— 3	+ 76
	10.	+ 1,3	— 56	— 46	— 55
	11.	— 1,1	— 64	— 71	— 73
	12.	— 3,3	— 9	— 32	— 11
1963	1.	— 6,2	— 85	— 90	— 71
	2.	— 4,9	— 78	— 58	— 48
	3.	— 1,2	— 15	— 14	+ 12
	4.	— 0,2	— 32	— 22	— 28
	5.	— 0,3	+ 35	— 28	— 18
	6.	+ 0,1	+ 21	— 19	— 11
	7.	— 0,4	— 38	— 21	— 42
	8.	— 1,1	+ 73	+ 40	+ 84
	9.	— 0,8	— 38	— 28	+ 8
	10.	— 0,2	+ 8	— 10	+ 2
	11.	+ 2,4	+ 86	+ 76	+ 132
	12.	— 3,4	— 70	— 79	— 82
1964	1.	0,0	— 46	— 24	— 52
	2.	+ 0,8	— 27	— 52	— 10
	3.	— 2,7	— 56	— 47	— 45
	4.	+ 0,8	— 24	— 33	— 7
	5.	+ 0,8	— 53	— 23	— 42
	6.	— 0,1	— 10	+ 22	+ 29
	7.	— 1,3	— 34	+ 1	— 35
	8.	— 1,5	— 27	— 43	— 20
	9.	— 0,2	+ 19	+ 17	+ 29
	10.	— 2,1	— 15	— 42	— 24
	11.	+ 0,2	— 13	— 24	+ 7
	12.	— 0,9	+ 18	+ 9	+ 7
1965	1.	+ 1,6	+ 61	+ 37	+ 37
	2.	+ 0,3	— 40	— 38	— 25
	3.	— 0,8	— 40	— 54	— 42
	4.	— 1,0	+ 43	+ 47	+ 38

Zusammenbruch dagegen relativ niedrig. Die Einhelligkeit dieser Angaben läßt eine allgemein gültige Gesetzmäßigkeit vermuten. Welche Schwierigkeiten aber einer Deutung dieses Phänomens entgegenstehen, geht daraus hervor, daß die Autoren

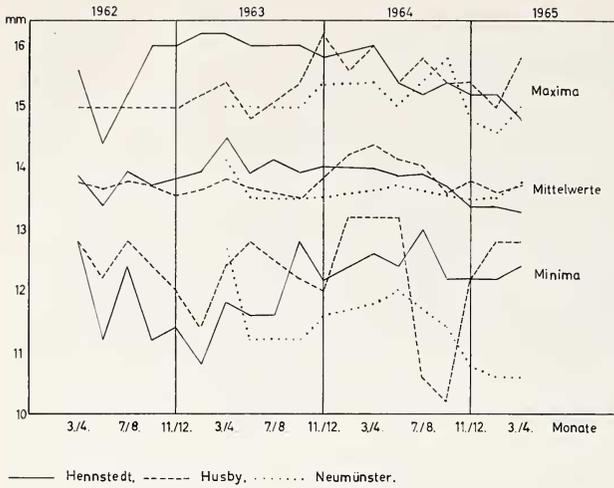


Abb. 4. Schwankungen der Mittel- und Extremwerte der Unterkieferlängen von *Microtus arvalis* in Hennstedt, Husby und Neumünster

geben.“ STEIN macht das Selektionsprinzip (Überleben der Stärkeren = Älteren) für das Auftreten hoher Körpergrößen bei hohen Siedlungsdichten verantwortlich. ZEJDA schließlich erachtet die Größenschwankungen lediglich als eine Folge unterschiedlich lang anhaltender Fortpflanzungstätigkeit. Denn in Jahren hoher Zusammendrängung wird die Vermehrung früher eingestellt als in Jahren mit geringer Siedlungsdichte,

jeweils eine eigene Vorstellung entwickelt haben. CHITTY glaubt, die niedrigen Körpergewichte in Erdmauspopulationen der Jahre nach einem Zusammenbruch auf physiologische Störungen der den Zusammenbruch überlebenden Elterntiere zurückführen zu können. ZIMMERMANN gibt folgende Deutung: „Die... Gesetzmäßigkeit... wird verständlich, wenn wir annehmen, daß die gleichen Außenfaktoren, die zum Anwachsen der Siedlungsdichte führen, auch dem Einzeltier optimale Wachstumsmöglichkeiten

Tabelle 8

Hennstedt: Unterkieferlängen der Feldmäuse

Jahr	Monate	n	M	m	v	Min.—Max.
1962	3./ 4.	74	13,88	0,08	5,02	12,8—15,6
	5./ 6.	29	13,40	0,12	5,07	11,2—14,4
	7./ 8.	62	13,96	0,08	4,59	12,4—15,2
	9./10.	137	13,73	0,08	7,09	11,2—16,0
1963	11./12.	254	13,82	0,05	5,28	11,4—16,0
	1./ 2.	244	13,94	0,05	5,70	10,8—16,2
	3./ 4.	223	14,38	0,05	5,21	11,8—16,2
	5./ 6.	178	13,91	0,06	6,36	11,6—16,0
	7./ 8.	58	14,13	0,12	6,57	11,6—16,0
	9./10.	139	13,94	0,06	4,63	12,8—16,0
1964	11./12.	254	14,03	0,04	4,08	12,2—15,8
	3./ 4.	201	13,99	0,04	3,86	12,6—16,0
	5./ 6.	98	13,87	0,05	3,80	12,4—15,4
	7./ 8.	90	13,90	0,07	4,59	13,0—15,2
	9./10.	63	13,69	0,10	5,63	12,2—15,4
1965	11./12.	117	13,38	0,06	5,13	12,2—15,2
	1./ 2.	100	13,37	0,06	4,48	12,2—15,2
	3./ 4.	100	13,29	0,05	3,58	12,4—14,8

Tabelle 9  
Husby: Unterkieferlängen der Feldmäuse

Jahr	Monate	n	M	m	v	Min.—Max.
1960	1./ 2.	100	13,93	0,07	4,84	11,2—16,0
	3./ 4.	100	13,72	0,04	2,99	12,8—15,0
1961	1./ 2.	100	13,81	0,06	4,04	12,0—15,4
	3./ 4.	22	13,75	0,14	4,68	12,2—14,8
1962	3./ 4.	134	13,78	0,04	3,50	12,8—15,0
	5./ 6.	116	13,65	0,05	3,66	12,2—15,0
	7./ 8.	52	13,78	0,07	3,69	12,8—15,0
	9./10.	27	13,70	0,13	4,88	12,4—15,0
	11./12.	136	13,54	0,06	4,82	12,0—15,0
1963	1./ 2.	87	13,66	0,08	5,72	11,4—15,4
	3./ 4.	81	13,82	0,07	4,56	12,4—15,6
	5./ 6.	10	13,68	0,02	4,74	12,8—14,8
	9./10.	19	13,34	0,27	8,69	12,2—15,4
	11./12.	312	13,86	0,04	5,19	12,0—16,2
1964	1./ 2.	100	14,23	0,05	3,44	13,2—15,6
	3./ 4.	100	14,39	0,06	3,88	13,2—16,0
	5./ 6.	100	14,16	0,05	3,81	13,2—15,4
	7./ 8.	100	14,05	0,07	4,71	10,6—15,8
	9./10.	138	13,60	0,07	6,18	10,2—15,4
1965	1./ 2.	100	13,61	0,05	3,51	12,8—15,0
	3./ 4.	100	13,73	0,05	3,94	12,8—15,8

woraus eine unterschiedliche Alter-(Größen-)zusammensetzung in den einzelnen Jahren resultiert.

Es wird an Hand des vorliegenden Materials aus Schleswig-Holstein zu prüfen sein, ob sich erstens ähnliche Zusammenhänge auch hier nachweisen und zweitens Anhaltspunkte für die Richtigkeit der einen oder anderen Auffassung erbringen lassen. Zunächst einmal haben wir uns ein Bild darüber zu verschaffen, in welchem Ausmaß die hier untersuchten Feldmauspopulationen im zeitlichen Ablauf Größenschwankungen erkennen lassen.

Wie aus Abb. 4 und den Tabellen 8, 9 und 10 ersichtlich ist, sind die durchschnittlichen Unterkieferlängen der drei untersuchten Populationen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes erheblichen Schwankungen unterworfen. Sehen wir von den zwischen einzelnen Jahren bestehenden Größenunterschieden zunächst einmal ab, so ergibt sich folgendes Bild: Mit einer Ausnahme (Hennstedt 1964/65) sind die Herbstpopulation im Durchschnitt kleiner als die jeweiligen Frühjahrspopulationen des darauffolgenden Jahres. Das wird besonders deutlich, wenn die September/Oktober-Serien den März/April-Aufsammlungen gegenübergestellt werden (Tab. 11). Die durchschnittliche Zunahme im Winter ist zwar nur gering, aber mit einer schon genannten Ausnahme durchgehend; sie erreicht mit mehr als 1 mm den höchsten Wert in Husby 1963/64 und übertrifft damit nicht unwesentlich die Angaben von ZIMMERMANN (1955), der die winterliche Größenzunahme bei Feldmauspopulationen der Mark Brandenburg mit 0,1—0,6 mm beziffert.

Es liegt hier also offensichtlich eine dem Jahresrhythmus folgende Größenverschiebung vor, deren Regelmäßigkeit nicht zu übersehen ist.

Tabelle 10

## Neumünster: Unterkieferlängen der Feldmäuse

Jahr	Monate	n	M	m	v	Min.—Max.
1963	3./ 4.	56	14,14	0,07	3,84	12,8—15,0
	5./ 6.	59	13,53	0,09	5,34	11,0—15,0
	9./10.	74	13,32	0,11	7,19	11,2—15,0
	11./12.	116	13,55	0,06	4,72	11,6—15,4
1964	3./ 4.	92	13,66	0,07	4,69	11,8—15,4
	5./ 6.	100	13,74	0,06	4,12	12,0—15,0
	9./10.	91	13,56	0,07	5,13	11,4—15,8
	11./12.	68	13,51	0,07	4,29	10,8—14,8
1965	1./ 2.	79	13,54	0,06	4,05	10,6—14,6
	3./ 4.	95	13,76	0,06	4,23	10,6—15,0

Aus Freigehege- und Freilanduntersuchungen an individuell markierten Feldmäusen ist bekannt, daß sich eine Population bei „normaler“ Entwicklung im Herbst vorwiegend aus im Sommer geborenen und im Jahre der Geburt nicht mehr geschlechtsreif werdenden Jungtieren zusammensetzt, im Frühjahr dagegen fast ausschließlich aus sexuell aktiven Tieren, deren Körpergewicht — verbunden mit dem Eintritt der Fortpflanzungsreife — rasch zunimmt (REICHSTEIN 1964). Daraus folgt, daß in erster Linie Wachstumsvorgänge für die Größendifferenz zwischen Herbst und Frühjahr verantwortlich zu machen sind.

Über diese unterschiedliche Altersgliederung gibt die Einteilung des Materials der einzelnen Sammelperioden in Größenklassen besseren Aufschluß als die Mittelwerte. Schon ZIMMERMANN hat sich dieser Methode bedient; es wird hier seinem Einteilungsprinzip in fünf Größenklassen vor allem deshalb gefolgt, weil damit ein Vergleich mit den von ihm vorgelegten Daten möglich ist. Die beiden ersten Größenklassen (I und II) repräsentieren im wesentlichen die Masse der Jungtiere, die Klasse V die ältesten Tiere, deren Anteil in den Aufsammlungen naturgemäß immer niedrig ist, wenn sie nicht gar ganz fehlen. Das unter diesem Gesichtspunkt aufgeschlüsselte Material bringen die Tabellen 12, 13, 14 und die Abbildung 5.

Wie bei der Darstellung der Mittelwerte zeigen die Anteile (in Prozenten) der einzelnen Größenklassen erhebliche Schwankungen sowohl im Jahresablauf als auch

Tabelle 11

## Mittelwerte der Unterkieferlängen der Herbst- und Frühjahrsaufsammlungen

Zeit	Hennstedt	Änderung	Husby	Änderung	Neumünster	Änderung
1962 (IX/X)	13,73		13,70		—	—
1963 (III/IV)	14,38	+ 0,65	13,82	+ 0,12	—	—
1963 (IX/X)	13,94		13,34		13,32	
1964 (III/IV)	13,99	+ 0,05	14,39	+ 1,05	13,66	+ 0,34
1964 (IX/X)	13,69		13,60		13,56	
1965 (III/IV)	13,29	— 0,40	13,73	+ 0,13	13,76	+ 0,20

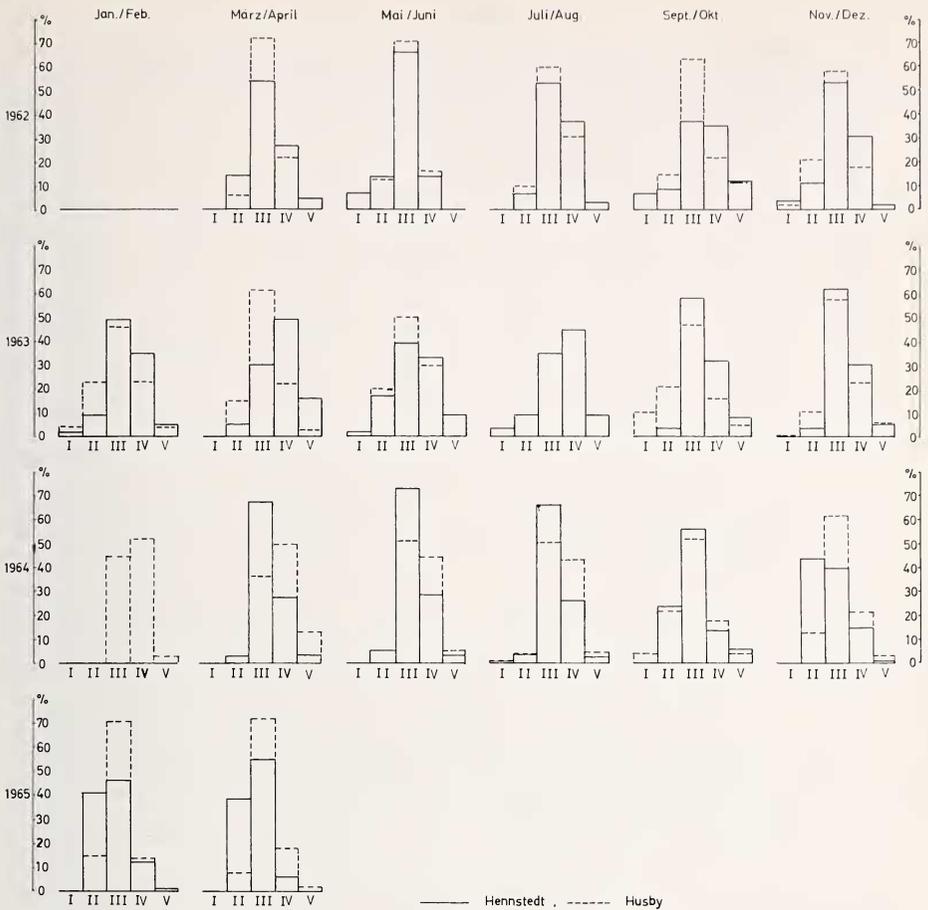


Abb. 5. Häufigkeitsverteilung der Unterkiefer-Längen von *M. arvalis* in zweimonatigen Intervallen aus Hennstedt und Husby

zwischen den Jahren. Es soll hier erst einmal geprüft werden, wie sich die weiter oben an Hand der Mittelwerte aufgezeigte winterliche Größenzunahme der Unterkieferlängen darstellt, wenn die Größenverteilungen miteinander verglichen werden.

Stellen wir dazu wieder die September/Oktober-Populationen denen aus dem März/April gegenüber. Die Häufigkeitspolygone veranschaulichen hier am besten die Verhältnisse (Abb. 6): Die Frühjahrsverteilungen sind in der Mehrzahl der Fälle erwartungsgemäß gegenüber den Herbstkurven nach rechts — also nach den höheren Bereichen hin — verschoben. Die Größenklassen I und II sind im Frühjahr relativ schwach oder gar nicht besetzt, der Anteil kleiner Tiere ist also sehr gering. Das heißt aber nicht, daß winterliche Sterblichkeit sie ausgemerzt hätte, sondern der spät-winterliche Wachstumsschub (REICHSTEIN) hat sie in die nächsthöhere Größenklasse rücken lassen, und die Fortpflanzung hat in der Regel noch nicht für einen Zuwachs in den Klassen I und II gesorgt. In den Frühjahrsaufsammlungen sind daher die Klassen III und IV — oder zumindest doch eine davon — teilweise stärker besetzt als im Herbst. Auch der Anteil in der höchsten Größenklasse kann sich (im Gegensatz zu den Angaben von ZIMMERMANN 1955) während des Winters erhöhen, so z. B. in

Tabelle 12

Hennstedt: Prozentuale Anteile der Unterkiefergrößenklassen (*Microtus arvalis* Pall.)

Jahr	Monate	I	II	III	IV	V	Anzahl
1962	3./ 4.	0	14	54	27	5	74
	5./ 6.	7	14	66	14	0	29
	7./ 8.	0	7	53	37	3	62
	9./10.	7	9	37	35	12	137
	11./12.	4	11	53	31	2	254
1963	1./ 2.	2	9	49	35	5	244
	3./ 4.	0	5	30	49	16	223
	5./ 6.	2	17	39	33	9	178
	7./ 8.	4	9	35	45	9	58
	9./10.	0	4	58	32	8	139
11./12.	0	3	62	30	5	254	
1964	3./ 4.	0	3	67	27	3	201
	5./ 6.	0	5	73	18	3	98
	7./ 8.	1	4	66	26	3	90
	9./10.	0	24	56	14	6	63
	11./12.	0	44	40	15	1	117
1965	1./ 2.	0	41	46	12	1	100
	3./ 4.	0	39	55	6	0	100

Tabelle 13

Husby: Prozentuale Anteile der Unterkiefergrößenklassen (*Microtus arvalis* Pall.)

Jahr	Monate	I	II	III	IV	V	Anzahl
1960	1./ 2.	1	6	60	29	4	100
	3./ 4.	0	7	79	14	0	100
1961	1./ 2.	1	8	72	17	2	100
	3./ 4.	0	18	50	32	0	22
1962	3./ 4.	0	6	72	22	0	134
	5./ 6.	0	13	71	16	0	116
	7./ 8.	0	10	60	31	0	52
	9./10.	0	15	63	22	0	27
	11./12.	2	21	58	18	0	136
1963	1./ 2.	4	23	46	23	4	87
	3./ 4.	0	15	61	22	3	81
	5./ 6.	0	20	50	30	0	10
	9./10.	10	21	47	16	5	19
	11./12.	1	11	58	23	6	312
1964	1./ 2.	0	0	45	62	3	100
	3./ 4.	0	0	37	50	13	100
	5./ 6.	0	0	51	44	5	100
	7./ 8.	1	4	51	40	4	100
	9./10.	4	22	52	18	4	138
11./12.	0	13	62	22	4	115	
1965	1./ 2.	0	15	71	14	0	100
	3./ 4.	0	8	72	18	2	110

Tabelle 14

Neumünster: Prozentuale Anteile der Unterkiefergrößenklassen (*Microtus arvalis* Pall.)

Jahr	Monate	I	II	III	IV	V	Anzahl
1963	3./ 4.	0	5	50	45	0	56
	5./ 6.	5	17	61	17	0	59
	9./10.	8	34	34	24	0	74
	11./12.	2	20	65	13	1	116
1964	3./ 4.	1	16	62	19	1	92
	5./ 6.	1	8	70	21	0	100
	9./10.	3	13	69	11	3	91
1965	11./12.	2	19	71	9	0	68
	1./ 2.	2	11	66	10	0	79
	3./ 4.	1	4	75	20	0	95

Husby, wo 1963/64 eine Zunahme von 8 % zu verzeichnen ist. Es ist also ZIMMERMANN bedingt zuzustimmen, wenn er sagt: „Kennzeichnend (für winterliche Bestandsumwandlung) sind jedesmal die Verluste in den Flügelklassen und die Konzentration auf die mittleren.“ Man wird diesen sich im Winter vollziehenden Größenwandel als einen mit der jährlichen Populationserneuerung (annual turnover) eng verbundenen, „normalen“ Prozeß ansehen dürfen, lassen sich doch diese Änderungen ganz klar bei sechs der uns vorliegenden acht Überwinterungspopulationen nachweisen. Auch die Ergebnisse der ZIMMERMANNschen Untersuchungen, die sich über fünf Winter erstrecken und die hier zum Vergleich dargestellt sind (Abb. 7), zeigen den gleichen Vorgang. Die Größenklasse III seines Materials ist in allen fünf Frühjahren wesentlich stärker besetzt als im vorhergehenden Herbst, dafür ist der Anteil in den Klassen I und II zurückgegangen.

Dieser Größenzunahme im Winter, die auf Wachstumsvorgänge zurückzuführen ist, steht eine durch durchschnittliche Größensabnahme im Sommer gegenüber. Ohne Ausnahme sind die Mittelwerte der Unterkieferlängen vom März/April größer als die aus dem September/Oktober, wie aus der Zusammenstellung der Tab. 15 ersichtlich

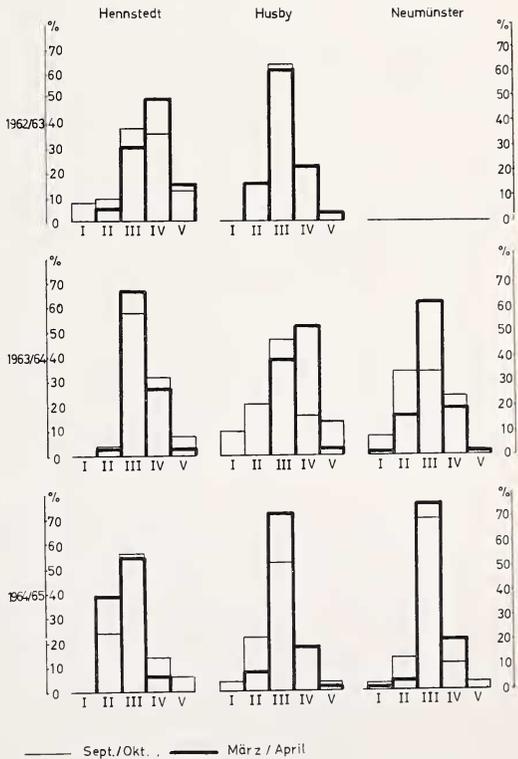


Abb. 6. Häufigkeitsverteilungen der Unterkieferlängen von *M. arvalis* aus Hennstedt, Husby und Neumünster. Übereinander projiziert sind jeweils die Vor- und Nachwinteraufsammlungen.

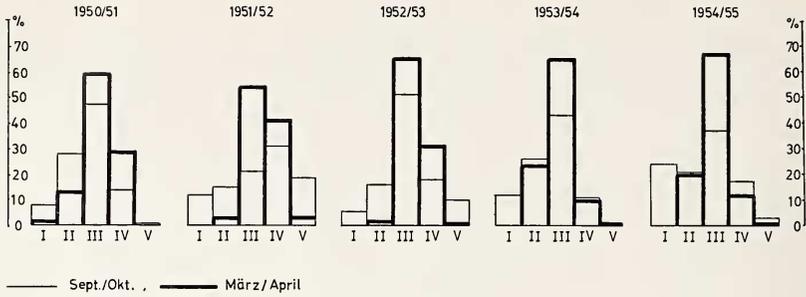


Abb. 7. Häufigkeitsverteilungen der Unterkiefer-Längen von *M. arvalis* aus Brandenburg (gezeichnet nach Daten aus ZIMMERMANN 1955)

ist. Diese Verringerung der Unterkieferlängen während des Sommers wird durch das Auftreten der Jungtiere hervorgerufen. Die Häufigkeitspolygone werden abgeflacht (Abb. 8), da die Individuen der Klasse III im Laufe des Sommers in die höheren hineinwachsen und die Klassen I und II durch Jungtiere besetzt werden. Diese Vorgänge finden ihren zahlenmäßigen Ausdruck im Variabilitätskoeffizienten (Tab. 8, 9 und 10), der im Herbst stets größer ist als im Frühjahr.

Es wurde weiter oben bei der Betrachtung der Mittelwerte bereits darauf hingewiesen, daß sich bei der Hennstedter Population des Winters 1964/65 die mittlere Unterkieferlänge nicht erhöht, sondern verringert hat (um 0,4 mm). Das findet auch seinen Ausdruck in der Häufigkeitsverteilung der Unterkieferlängen (Abb. 6): Der Anteil großer Tiere sinkt im Verlauf des Winters. Im gleichen Zeitraum verzeichnet die Klasse II eine Zunahme um 15 %! Die Klassen I und V sind im März/April 1965 überhaupt nicht besetzt. Es handelt sich hier nicht um einen Einzelfall; denn ZIMMERMANN (1955) fand in der Mark Brandenburg im Winter 1953/54 ebenfalls eine Verringerung der mittleren Unterkieferlänge, die zufällig genau wie in Hennstedt 0,4 mm beträgt.

Solche Abweichungen vom „Normalen“ sollten um so weniger überraschen, als wir heute wissen, daß das populationsdynamische Geschehen von zahlreichen Außenfaktoren abhängig ist. Es wird hier vor allem an Witterungsverhältnisse gedacht, die nicht ohne Einfluß auf Fortpflanzung und Sterblichkeit und damit auf den ständigen Populationsumbau sind. Ferner werden jeweils *zeitgleiche* Perioden verschiedener Jahre gegenübergestellt, deren *biologische* Gleichheit natürlich nicht immer gewährleistet ist, auch wenn sich die Populationsentwicklung im Rhythmus der Jahreszeiten

Tabelle 15

Mittelwerte der Unterkieferlängen der Frühjahrs- und Herbstaufsammlungen

Zeit		Hennstedt	Änderung	Husby	Änderung	Neumünster	Änderung
1962	(III/IV)	13,88	— 0,15	13,78	— 0,08	—	—
	(IX/X)	13,73		13,70			
1963	(III/IV)	14,38	— 0,44	13,82	— 0,48	14,14	— 0,82
	(IX/X)	13,94		13,34		13,32	
1964	(III/IV)	13,99	— 0,30	14,39	— 0,79	13,66	— 0,10
	(IX/X)	13,69		13,60		13,56	

vollzieht. In den nachfolgenden Ausführungen wird auf die vorliegenden Fragen noch eingehender hingewiesen werden.

Die Aufsammlungen in Hennstedt und Husby beginnen im März/April 1962. Zu diesem Zeitpunkt zeigt die Größengliederung das für diese Jahreszeit charakteristische Bild der Konzentration der Unterkieferlängen auf die mittlere Größenklasse, es fehlen ausgesprochen große und kleine Tiere. Wie aus den Tabellen 12 und 13 ersichtlich ist, beträgt der Anteil in der Größenklasse III in Hennstedt 54% und in Husby 72%. ZIMMERMANN (1955) gibt ebenfalls Frühjahrs- werte an, die zwischen 55% und 70% liegen. In den folgenden Monaten hätte nun eine Abflachung dieser Größenverteilungskurve eintreten sollen. Diese Erwartung wurde jedoch nur teilweise erfüllt. Wie Abb. 5 und die Tab. 12 und 13 zeigen, hat zwar die Klasse IV im Juli/August zugenommen, der untere Größenbereich bleibt dagegen auch im Sommer wider Erwarten schwach besetzt. Feldmäuse der Klasse I fehlen völlig, solche der Klasse II sind nur minimal mit 10 bzw. 7% vertreten. Diese geringe Zahl von kleinen Individuen, also Jungtieren, in den Aufsammlungen der Monate Juli und August muß als ein Zeichen dafür gewertet werden, daß die Fortpflanzungsaktivität im Jahre 1962 entweder sehr spät einsetzte oder aber nur schleppend verlief, so daß es zu keiner merklichen Populationserneuerung kommen konnte. Welche dieser Annahmen zu Recht besteht, ist hier ohne Belang. An dieser Stelle sei daran erinnert, daß der Fortpflanzungsbeginn im Frühjahr in starkem Maß durch die Temperaturverhältnisse bestimmt wird; niedrige Temperaturen wirken retardierend und so kann es geschehen, daß der Einsatz geschlechtlicher Aktivität unter ungünstigen Umständen erst in den April oder gar Mai fällt (REICHSTEIN 1960 b, 1964). Mit dem Auftreten von Jungtieren ist dann unter Umständen nicht vor Juni/Juli zu rechnen. Es läßt sich nun belegen, daß die Feldmauspopulationen in Hennstedt und Husby im Frühjahr bis Frühsommer 1962 tatsächlich solchen Bedingungen unterworfen waren. Wie Tab. 7 zu entnehmen ist, war der März um 2,2°, der April um 0,4° und der Mai wieder um 2,2° zu kalt. Auch die folgenden Monate bis September blieben erheblich unter der Norm, der Juli sogar um 3,0°. Hinzu kommt, daß im gleichen Zeitraum die Niederschläge zum Teil weit über dem mehrjährigen Durchschnitt lagen, so daß für die Feldmauspopulationen sehr ungünstige Umweltbedingungen herrschten. Verzögerter Fortpflanzungsbeginn und schleppender Populationsaufbau (vielleicht auch infolge hoher Säuglingssterblichkeit) waren die Folge. Daß es in Husby und Henn-

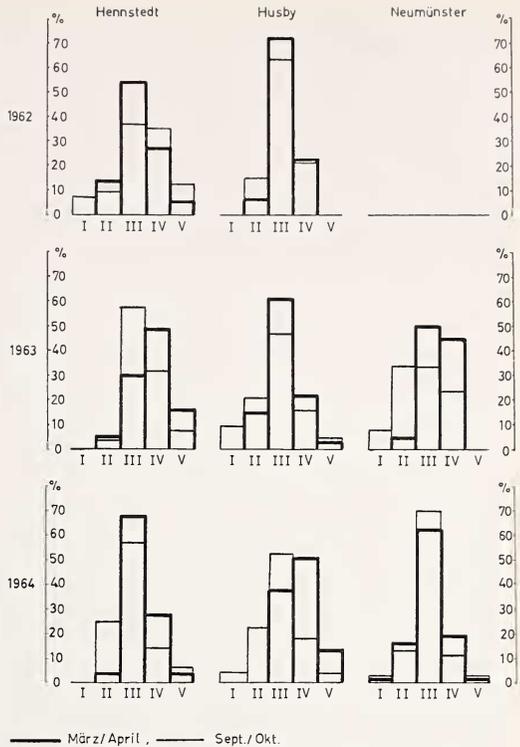


Abb. 8. Häufigkeitsverteilungen der Unterkieferlängen von *M. arvalis* aus Hennstedt, Husby und Neumünster. Übereinander projiziert sind jeweils die Frühjahrs- und Herbstaufsammlungen eines Jahres

stedt im Sommer bis Spätsommer 1962 schließlich doch zu einer Vermehrung gekommen ist, wird aus dem Zuwachs in den beiden unteren Größenklassen im Herbst und Winter deutlich, indirekt auch aus einer sprunghaften Zunahme (Wachstum) der Klasse IV im Juli/August. Es überwintert in Husby eine recht „kleinwüchsige“ Population, wohl als Folge einer spät einsetzenden, dann aber lange andauernden Fortpflanzungsperiode. Ausgang des Winters (März/April 1963) hat in Husby wieder eine Konzentration auf die mittlere Größenklasse stattgefunden, die recht gut derjenigen aus der gleichen Periode des Vorjahres entspricht. Auch die durchschnittliche Unterkieferlänge im März/April 1963 ist nahezu identisch mit der aus den Monaten März/April 1962.

Im Unterschied dazu weicht die Entwicklung der *Hennstedter* Populationen im Winter 1962/63 vom Normalen ab. Dieser Vorgang deutet sich schon im Juli/August an, obwohl vorher in Hennstedt und Husby die Größenverteilungen nahezu gleich waren. Ausgang des Winters hat nicht die Klasse III die höchsten Anteile, sondern die Klasse IV. Es hat ein erheblicher Größenzuwachs stattgefunden. Folgende Zahlen charakterisieren die gegensätzliche Entwicklung am besten: Im Juli/August 1962 beträgt der Anteil der Klassen IV und V in Hennstedt 40 %, in Husby 31 %; im September/Oktober in Hennstedt 47 % und nur 22 % in Husby. Ihren Höhepunkt findet diese Entwicklung im März/April 1963. Zu diesem Zeitpunkt liegen nach Größenklassen geordnet folgende Verteilungen vor: *Hennstedt* — Klasse I und II 5 %, Klasse III 30 %, Klasse IV und V 65 % und *Husby*-Klasse I und II 15 %, Klasse III 61 %, Klasse IV und V 25 %. Die hohen Anteile der Klassen IV und V in Hennstedt müssen als bemerkenswert angesehen werden, da sie im Verlauf der Untersuchungen nur noch einmal auftreten, und zwar in Husby im März/April 1964 (Mittelwert 14,39 mm, Klassen IV und V 63 %), hingegen von ZIMMERMANN (1955) bei Frühjahrspopulationen überhaupt nicht genannt werden. Beachtung verdienen diese Daten auch, weil das Auftreten überwiegend großer Feldmäuse in eine Periode fällt (Nachwinter bis Frühjahr), für die sonst eine Konzentration auf die mittlere Größenklasse charakteristisch ist. Schließlich ist das Auftreten einer „großwüchsigen“ Population in Hennstedt im Winter 1962/63 auch deshalb bemerkenswert, weil dieser Winter ein sogenannter „Nachzusammenbruchswinter“ war, in dem die niedrigsten Größenklassen die höchsten Anteile aufweisen sollen, die Populationen also „kleinwüchsig“ sind (ZIMMERMANN 1955). Das Gegenteil ist jedoch in Hennstedt der Fall.

Es erhebt sich an dieser Stelle nun die das Kernproblem berührende Frage, ob die hier auftretenden Größenunterschiede die Folge unterschiedlicher Wachstumsgeschwindigkeiten oder Ausdruck einer unterschiedlichen Alterszusammensetzung sind. Lägen Unterschiede im Wachstum vor, dann hätten die *Hennstedter* Populationen im Frühjahr 1963 günstigere Bedingungen haben müssen als im Frühjahr 1962, und die Feldmäuse in Hennstedt 1963 günstigere Bedingungen als die in Husby 1963. Liegen Angaben dafür vor, die eine solche Auffassung berechtigt erscheinen lassen?

Eine intensive Größenzunahme bei gleichzeitiger Fortpflanzungstätigkeit während des „Rekordwinters“ 1962/63 hat FRANK (1964) mitgeteilt: Das Körpergewicht einer Serie von Feldmaus-♂♂ aus der Wesermarsch betrug im März 1963 unmittelbar nach der Schneeschmelze 26 g, im März eines Normaljahres — also ohne Wintervermehrung — dagegen nur 16 g. Auch Hennstedt lag im Winter 1962/63 wochenlang unter einer hohen Schneedecke, die den Feldmäusen ausreichenden Schutz bot, so daß wir von der Annahme ausgehen können, daß hier Wintervermehrung stattgefunden hat. Die für diese Zeit ungewöhnlich niedrigen Extremwerte (Tab. 8) der Unterkiefergrößen (1963 — Januar/Februar 10,8 mm, März/April 11,8 mm, in den anderen Jahren zur gleichen Zeit immer über 12,2 mm) können nur von Jungtieren stammen.

In Husby lag eine geschlossene Schneedecke immer nur für kurze Perioden, so daß Wintervermehrung höchstens vereinzelt auftreten konnte.

Die am Gewölmmaterial faßbaren Schwankungen der durchschnittlichen Körpergröße beruhen aber nicht allein nur auf Unterschieden in der Wachstumsgeschwindigkeit, sondern auch auf jahreszeitlich bedingten Unterschieden in der Alterszusammensetzung einer Population. Das heißt also: niedrige Durchschnittswerte weisen auf hohen Anteil von Jungtieren hin und umgekehrt.

ZEJDA (1961) hat im Verlauf seiner Untersuchungen an Rötelmäusen — deren Alter an der Bewurzelung der Backenzähne gemessen werden kann — wahrscheinlich machen können, daß die bekannten Größendifferenzen zwischen Populationen unterschiedlich hoher Siedlungsdichte eine Folge unterschiedlicher Alterszusammensetzung sind. Dies ist ein Gesichtspunkt, dem bislang kaum Beachtung geschenkt wurde. Die Unterschiede in der Altersgruppierung resultieren daraus, daß in Jahren hoher Dichte die Fortpflanzung relativ früh eingestellt wird, und daher in den Herbstpopulationen der Anteil junger (= kleiner) Tiere gering ist. Eine solche Population ist also gewissermaßen „überaltert“. Bei niedriger Siedlungsdichte hält dagegen die Vermehrungsaktivität bis in den Herbst hinein an; die Folge ist ein hoher Anteil junger (= kleiner) Individuen. Die Population erscheint in den Herbstaufsammlungen dann „kleinwüchsig“. Dieser Gesichtspunkt — daß nämlich die Dauer der Vermehrungsperiode bei Rötelmäusen von Einfluß auf die Alters- und Größenstruktur einer Population im darauffolgenden Zeitabschnitt ist — verdient natürlich auch dann Beachtung, wenn es um die Analyse von Größenschwankungen bei der Feldmaus geht. Ein gewisser „Überalterungseffekt“ ist auch dann zu erwarten, wenn die Fortpflanzung nicht nur früh zum Stillstand kommt, sondern überhaupt sehr schleppend verläuft. Werden die Größendifferenzen zwischen den Husbyer und Hennstedter Populationen am Jahresende 1962 unter diesen Aspekten betrachtet, dann erscheint es nicht ausgeschlossen, daß hier altersbedingte Unterschiede vorliegen. Die Feldmauspopulationen in Hennstedt standen während dieser Zeit in einer Nachzusammenbruchphase, in deren Verlauf vor allem die Fortpflanzung stark beeinträchtigt wurde und die Population daher „überalterte“. Hinzu kommt, daß im Winter 1962/63 eine Vermehrung und ein damit verbundenes Wachstum stattfand, so daß im März/April 1963 schließlich eine außerordentlich hohe durchschnittliche Körpergröße vorhanden war, die größte überhaupt, die jemals im Verlaufe der Untersuchungen festgestellt werden konnte. Die Größenklassen IV und V waren mit 65 % außerordentlich stark besetzt (Tab. 12).

Eine von Hennstedt merklich abweichende Größenzusammensetzung haben die Feldmäuse Husbys zwischen September/Okttober 1962 und März/April 1963. Hier ist der Anteil kleiner Tiere relativ hoch, was auf eine intensivere Fortpflanzung während des Sommers 1962 schließen läßt.

Die stark voneinander abweichenden Größenverteilungen der Hennstedter und Husbyer Populationen im März/April 1963 gleichen sich überraschend schnell einander wieder an. Die Häufigkeitspolygone flachen sich ab und unterscheiden sich im Mai/Juni nur noch geringfügig. Der Größenaufbau in Husby im Herbst 1963 deutet auf länger anhaltende Fortpflanzung (Klasse I und II 30 %) als in Hennstedt. Hier findet schon im September/Okttober die für den Winter typische Konzentration auf die mittlere Größenklasse statt; dieser Größenaufbau bleibt mit beachtenswerter Konstanz bis zum nächsten Sommer bestehen. Erst im Herbst 1964 tritt die Abflachung der Häufigkeitspolygone wieder ein. Es folgt im Winter 1964/65 eine starke Größenreduktion, auf die weiter oben bereits hingewiesen wurde.

Anders verläuft die Entwicklung in Husby. Noch im September/Okttober 1963 ist das Häufigkeitspolygon abgeflacht, gleicht sich dann aber bereits bis zur nächsten Aufsammlung (November/Dezember 1963) der Größenverteilung in Hennstedt an. Anschließend verschwinden die beiden unteren Größenklassen völlig, wodurch die Population außerordentlich „großwüchsig“ bzw. „überaltert“ erscheint. Im März/

April 1964 zeigt sich in Husby eine Größenverteilung wie in Hennstedt im gleichen Zeitraum des Jahres 1963. Der Mittelwert der Unterkieferlängen erreicht mit 14,39 mm die gleiche Höhe (Hennstedt 14,38 mm). Die untere Grenze dieser Länge liegt mit 13,2 mm für eine März/April-Serie relativ hoch. In Hennstedt konnte die starke Größenzunahme im Winter 1962/63 durch ein mit geschlechtlicher Aktivität verbundenes Wachstum unter einer schützenden Schneedecke erklärt werden. In Husby lagen aber im Winter 1963/64 keine entsprechenden Schneesverhältnisse vor, so daß Wintervermehrung und damit verbundenes Wachstum auszuschließen sind. Erklären ließe sich das Fehlen von kleinen (= jungen) Tieren in den Winteraufsammlungen durch besonders hohe Jugendsterblichkeit. Gestützt würde diese Annahme durch den außergewöhnlich kalten Dezember (im Mittel  $-3,4^{\circ}$ ) und die bei Husby mit Werten von  $-20,5^{\circ}$  in Bodennähe wesentlich niedrigeren Temperaturen als in Hennstedt ( $-14,9^{\circ}$ ). Welche Ursachen dem Fehlen kleiner Feldmäuse im März/April in Husby auch zugrunde liegen mögen, bemerkenswert ist die Tatsache, daß innerhalb kurzer Zeit – vom Herbst bis zum Frühjahr des folgenden Jahres – der Größenaufbau einer Population völlig abgewandelt werden kann: Verringerung der Klassen I und II zwischen September/Okttober und März/April von 30 auf 0 %, Anstieg der Klassen IV und V von 21 auf 63 %. Über den Fortgang der weiteren Entwicklung ist folgendes zu sagen: Im Verlaufe des Spätsommers 1964 flacht sich die Verteilungskurve in Husby ab und zeigt im Winter 1964/65 wieder die typische Konzentration der Größen auf die mittlere Klasse.

In Neumünster beginnen die Aufsammlungen im Frühjahr 1963. Auffallend ist die schwache Besetzung der Klasse V während des ganzen Zeitraumes (Tab. 14). Das drückt sich auch in den Mittelwerten aus (Tab. 10, Abb. 4), die bis zum Winter 1964/65 durchweg kleiner als in Hennstedt und Husby sind. Trotz dieser Unterschiede deutet der sehr hohe Mittelwert und die Verteilung der Größenklassen im März/April 1963 auch hier auf Wintervermehrung mit einer damit zusammenhängenden Größenzunahme hin. Den Sommer über nimmt die Streuung der Unterkieferlängen zu, die Häufigkeitspolygone werden abgeflacht. Im Winter 1963/64 konzentrieren sich die Werte wieder in der mittleren Größenklasse und wie in Hennstedt wandelt sich den ganzen Sommer 1964 über dieses Bild kaum; eine Vermehrung scheint nur in ganz geringem Maß zu erfolgen (die unteren Größenklassen nehmen wie die höchsten kaum zu). Während sich in Hennstedt dieses Bild im Herbst ändert, verharrt die Population in Neumünster in diesem Zustand und weist erst im Frühjahr 1965 eine leichte Größenzunahme auf (der Mittelwert der Unterkieferlängen steigt von 13,54 auf 13,76 mm).

Nach Darstellung dieser im Prinzip im Jahresrhythmus verlaufenden Größenschwankungen, die im wesentlichen eine Folge ständig sich ändernder Alterszusammensetzung sind, bleibt noch die Frage zu erörtern, ob die Größendifferenzen, die *zwischen* den Jahren bestehen, einen Zusammenhang mit Dichteunterschieden erkennen lassen. Für die Größentwicklung von Feld-, Erd- und Rötelmauspopulationen ist ja nach den Angaben von CHITTY, STEIN, ZJEDA und ZIMMERMANN kennzeichnend, daß die höchsten durchschnittlichen Körpergrößen vor einem Zusammenbruch erreicht werden. Wie stellen sich nun die Verhältnisse in Hennstedt und Husby dar?

Gehen wir zunächst von der als erwiesen anzusehenden Voraussetzung aus, daß hohe Feldmaus-Anteile in den Gewöllen auf hohe Feldmausdichte schließen lassen, dann hat sowohl in Hennstedt als auch in Husby und Neumünster im Jahre 1964 eine wesentlich höhere Dichte vorgelegen, als im Jahre 1963. Daher war zu erwarten, daß die Feldmäuse der drei Untersuchungsgebiete im Jahre 1964 durchschnittlich größer sind als 1963. Wie ein Blick auf die Darstellung der mittleren Unterkiefer-

längen lehrt (Abb. 4), treffen diese Erwartungen jedoch nicht zu. Die drei hier untersuchten Populationen weichen in ihrem Größenaufbau in den Jahren 1963 und 1964 voneinander so sehr ab, daß ein Zusammenhang zwischen Dichte- und Körpergrößenentwicklung nicht erkennbar ist: während die Husbyter Feldmäuse von Sommer 1963 bis Sommer 1964 größer werden, nimmt die durchschnittliche Unterkieferlänge der Feldmäuse aus Hennstedt trotz steigender Feldmaus-Anteile in den Gewöllen von Frühjahr 1963 bis Ende 1964 — von geringen Schwankungen abgesehen — stetig ab. Praktisch keine Größenschwankungen zeigen die Feldmäuse aus Neumünster.

Will man die allgemeinere Gültigkeit der von STEIN (1956) und ZEJDA (1961) bei Rötelmäusen aufgedeckten Beziehung zwischen Populationsdichte und Größenaufbau einer Population nicht in Frage stellen (höherer Anteil älterer = größerer Tiere auf dem Höhepunkt einer Populationsentwicklung), dann verlore das Merkmal „hohe Feldmausanteile in Waldohreulengewöllen“ als Kriterium für hohe Feldmausdichten an Bedeutung, und damit auch andere Angaben, die auf diesem Merkmal basieren (ZIMMERMANN 1955). Es ist andererseits schwer vorstellbar, daß andere Faktoren als die Dichte der Feldmauspopulationen einen wesentlichen Einfluß auf die Feldmausanteile in den Gewöllen ausüben können, es sei denn, daß die Waldohreulen durch besondere Umweltkonstellationen (z. B. hohe Schneelagen) auf andere Beutetiere ausweichen müssen. Zumindest sollten dann aber bestimmte Tendenzen immer erkennbar bleiben. Aus diesem Grunde bin ich auch geneigt, den völlig synchron verlaufenden Anstieg der Feldmausanteile in den drei Untersuchungsgebieten in den Gewöllen der Waldohreule tatsächlich als Zeichen einer allgemeinen Dichtezunahme zu werten. Wenn sich trotzdem der von STEIN und ZEJDA geschilderte Effekt einer durchschnittlichen Größenzunahme bei hoher Populationsdichte nur in Husby abzeichnet, nicht aber in Hennstedt und Neumünster, so kann das nur als Hinweis darauf gewertet werden, daß noch andere Faktoren als nur die Siedlungsdichte einen Einfluß auf die Größen- (Alters)zusammensetzung einer Population haben. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß auch bei dem von ZIMMERMANN (1955) analysierten Feldmausmaterial aus Waldohreulengewöllen insofern nicht erwartete Unregelmäßigkeiten auftraten, als der Größenaufbau im Nachzusammenbruchswinter 1950/51 von dem des Nachzusammenbruchswinters 1953/54 erheblich abwich. ZIMMERMANN schreibt dazu (S. 116): „So vollzieht sich die winterliche Bestandsumwandlung durch Wachstum und Absterben in den „gewöhnlichen“ und interessanterweise auch in einem der beiden Nachzusammenbruchswinter. 1950/51 geht die Population, wie nach dem Zusammenbruch 1950 zu erwarten war, kleinwüchsig, d. h. mit einem hohen Anteil an Jungtieren, in den Winter. Das winterliche Wachstum muß aber diesmal ungewöhnlich hoch gewesen sein, denn im März 1951 ist genau die gleiche Größenverteilung erreicht wie im März 1953 (vgl. Tab. 2). Ganz anders der nächste Nachzusammenbruchswinter 1953/54: Hier zeigt sich in vollem Umfang der CHITTY-Befund.“

Aus diesen Beispielen wird deutlich, daß die Zusammenhänge zwischen Siedlungsdichte und durchschnittlicher Körpergröße einer Population offensichtlich komplexerer Natur sind, als das nach den Ergebnissen bisheriger Untersuchungen zu erwarten war. Sicher ist, daß der Größen- (Alters)aufbau einer Population in starkem Maße von der Dauer der Vermehrungsperiode bestimmt wird und damit mittelbar von der Populationsdichte, denn die Dichte hat einen retardierenden Einfluß auf die Vermehrung (REICHSTEIN 1964). Dauer und Intensität der Fortpflanzung unterliegen aber — wie wir heute wissen — nicht nur dem Einfluß der Siedlungsdichte, sondern in ebenso starkem Maße auch der Einwirkung anderer Faktoren, von denen hier Temperatur, Sonnenscheindauer (REICHSTEIN 1960b), Schneelage (FRANK 1964) und die Beschaffenheit des Lebensraumes (STEIN 1953) genannt seien. Aus diesem Grunde wird verständlich, daß die unter recht verschiedenen ökologischen Bedingungen lebenden Feldmäuse

der Untersuchungsgebiete um Hennstedt und Husby trotz synchron verlaufender Dichtezunahme von 1963 bis 1964 keine entsprechend verlaufende Größenentwicklung erkennen lassen.

### C. Die Populationsentwicklung der Erdmaus (*Microtus agrestis*) und der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*)

#### 1. Erdmaus

Für die Erdmaus lassen sich in nur beschränktem Maß mit Hilfe von Gewöllumaterial Angaben über die Populationsentwicklung machen. Zum einen ist der *agrestis*-Anteil in den Gewöllen der Waldohreule stets gering, er erreicht nur gelegentlich Werte um 20 %, zum anderen sind Dichteschwankungen bei Erdmäusen — worauf weiter oben schon hingewiesen wurde — auf der Grundlage von Gewöllanalysen kaum oder gar nicht faßbar. Und so wird verständlich, daß die folgenden Ausführungen zu diesem Thema nur knapp bemessen sein können.

Im Anschluß an die Arbeiten von CHITTY (1952) über Größenschwankungen bei englischen Erdmäusen und in Ergänzung zu unseren Befunden über entsprechende Schwankungen bei Feldmäusen aus Schleswig-Holstein erscheint die Frage einer Prüfung wert, ob sich Größenänderungen im Verlaufe bestimmter Zeitabschnitte auch bei den Erdmäusen unseres Gebietes nachweisen lassen. Wir müssen uns im folgenden auf Hennstedt beschränken, da nur hier Material in nennenswertem Umfang vorliegt (n = 677). Gegliedert werden die Unterkiefer wie bei *M. arvalis* in Größenklassen, wobei folgende Einteilung zugrunde gelegt wird:

I. Klasse	bis	12,9 mm
II. Klasse	13,0 bis	13,9 mm
III. Klasse	14,0 bis	14,9 mm
IV. Klasse	15,0 bis	15,9 mm
V. Klasse	über	15,9 mm

Werden die Unterkiefer der Jahre 1962 und 1963 einander gegenübergestellt, so erhalten wir folgendes Bild (Tab. 16): 1962 sind die unteren Größenklassen (I und II) mit 19 % wesentlich stärker besetzt als im darauffolgenden Jahr 1963 mit nur 4 %; im gleichen Zeitraum nimmt der Anteil der Klasse IV von 33 auf 49 % zu, das heißt also, daß die Erdmäuse 1962 im Durchschnitt kleiner waren als 1963.

Dies steht in bemerkenswerter Übereinstimmung mit der Größenentwicklung der Feldmaus während des gleichen Zeitraumes; auch bei *Microtus arvalis* sind in Hennstedt die unteren Größenklassen 1962 stärker besetzt als 1963, die oberen dagegen schwächer (s. Tab. 12). D. h. also, daß die Feldmäuse 1963 durchschnittlich größer

Tabelle 16

Prozentuale Verteilung der Unterkiefer-Größenklassen bei *Microtus agrestis* aus Hennstedt

Klassen	I	II	III	IV	V	Anzahl
1962	6	13	44	33	5	213
1963	1	3	42	49	5	435
1964	0	3	38	52	7	29

waren als im Jahre davor. Man wird diese gleichlaufende Größenverschiebung bei beiden Arten nicht als Ergebnis einer zufälligen Entwicklung ansehen, sondern hierin das Wirken von Außenfaktoren erblicken, wobei natürlich nicht an eine mittelbare Beeinflussung der Körpergröße zu denken ist, sondern vielmehr an eine solche, die über das Fortpflanzungsgeschehen führt und auf diesem Wege den Altersaufbau einer Population zu einem bestimmten Zeitpunkt bestimmt.

## 2. Waldmaus

Die Waldmaus tritt im gesamten Beobachtungsgebiet regelmäßig auf. Ihr Anteil an der Gesamtbeute der Waldohreule beträgt 18 % (s. Tab. 1); sie ist damit das zweithäufigste Beutetier. In Hennstedt und Husby ist sie mit 18,8 bzw. 18,0 % etwa gleich stark vertreten, in Neumünster macht sie mit 24,5 % fast ein Viertel der Beute aus. In jedem Fall bleibt aber der Abstand zum Hauptbeuteobjekt erheblich. Insgesamt wurden 3 274 Waldmäuse ausgezählt, hiervon entfallen auf Husby 1 431, auf Hennstedt 1 441 und auf Neumünster 402. Eine Altersgliederung erfolgte anhand des Abkauungsgrades der Unterkieferbackenzähne. Es wurde dem Einteilungsprinzip von FELTEN (1952) und ADAMCZEWSKA (1959) gefolgt, die fünf Größenklassen unterscheiden:

- I. Jungtiere, bei denen der  $M_3$  noch nicht die Höhe der Kaufläche des  $M_1$  und  $M_2$  erreicht hat und folglich noch nicht abgenutzt ist.
- II.  $M_3$  zeigt schon starke Abnutzung, es sind aber noch keine Schmelzfalten sichtbar.  $M_2$  mit Abnutzungsspuren.
- III. Die Höcker von  $M_3$  sind abgenutzt, Schmelzfalten.  $M_1$  und  $M_2$  zeigen ebenfalls Abnutzungserscheinungen.
- IV.  $M_3$  ist eine glatte Fläche, auf  $M_2$  und  $M_1$  stehen noch geringe randliche Höckerpartien.
- V. Alle Zähne sind glatt geschliffen.

Dieser Einteilung haften natürlich gewisse Mängel an, von denen folgende zu erwähnen sind: 1. Der Abkauungsgrad ist nicht exakt meßbar, er läßt sich nur abschätzen. 2. Es ist unbekannt, inwieweit die Art der Nahrung (und des Substrates) einen Einfluß auf die Abkauungsgeschwindigkeit haben. 3. Die einzelnen Altersgruppen sind nicht „gleichwertig“, da die ersten Altersstufen viel rascher durchlaufen werden.

Das Studium der Populationsentwicklung der Waldmäuse mit Hilfe des vorliegenden Materials wird dadurch erschwert, daß repräsentative Serien nur für wenige kurze Zeiträume vorliegen (Tab. 4, 5 und 6), in Hennstedt z. B. nur für die Zeit von September/Oktober 1962 bis Mai/Juni 1963, in Husby von November/Dezember 1962 bis März/April 1963. Relativ schwach, immerhin aber gleichmäßig über einen längeren Zeitraum verteilt liegt Material für Husby 1964 und für Neumünster 1963 bis Anfang 1964 vor. (Tab. 17, 18, 19).

Es kann im folgenden lediglich ein Blick auf den Altersaufbau der Waldmauspopulationen in zeitlicher Abfolge geworfen werden. Eine Vorstellung vom „normalen“ Ablauf eines sich im Jahresrhythmus vollziehenden Größenwandels sollten die Waldmausserien von Husby aus dem Jahre 1964 vermitteln können (Tab. 18).

Im Januar/Februar sind die beiden jüngsten Altersklassen nicht vertreten; die Masse der Population, nämlich 95 % ( $n = 59$ ), setzt sich zu diesem Zeitpunkt aus Tieren mittleren Alters zusammen, die aus dem Sommer des Vorjahres stammen. Die höchste Altersklasse ist mit 5 % relativ schwach besetzt. In den Sommermonaten steigt dann der Anteil junger Tiere sprunghaft an, was auf einen normalen Ablauf des jährlichen Fortpflanzungsgeschehen schließen läßt: Im Juli/August besteht die Population zu 44 % aus Jungtieren, im September/Oktober sogar zu 60 %. Mit der

Tabelle 17

Hennstedt: Prozentuale Anteile der Altersklassen bei *Apodemus sylvaticus*

Jahr	Monate	I	II	III	IV	V	n
1962	3./ 4.	0	0	20	60	20	5
	5./ 6.	0	0	31	33	36	42
	7./ 8.	0	7	29	21	43	14
	9./10.	0	16	73	11	0	62
	11./12.	0	3	67	23	7	163
1963	1./ 2.	0	1	39	44	17	209
	3./ 4.	0	0	28	57	15	67
	5./ 6.	1	10	51	32	7	199
	7./ 8.	0	0	0	0	0	3
	9./10.	0	0	0	0	0	4
11./12.	0	0	0	0	0	1	
1964	1./ 2.	0	0	0	0	0	0
	3./ 4.	0	0	45	38	17	29
	5./ 6.	17	17	50	17	0	6
	7./ 8.	0	0	0	0	0	2
	9./10.	0	0	0	0	0	1
11./12.	0	0	0	0	0	2	
1965	1./ 2.	0	0	0	0	0	1
	3./ 4.	0	0	0	0	0	2

Einstellung der Fortpflanzung geht ihr Anteil dann erwartungsgemäß zurück, im Winter 1964/65 ist daher die Population im Durchschnitt wieder wesentlich älter. Individuen mit stark abgekauten Molaren (Altersgruppe V) stellen im Januar/Februar 1965 23 % der Population, im März/April 17 %. Aus einem Vergleich dieser zuletzt genannten Daten mit denen der entsprechenden Zeiträume von 1963 und 1964 wird deutlich, daß die Waldmauspopulation in Husby im Winter/Frühjahr 1965 aus einem verhältnismäßig hohen Anteil älterer Individuen bestand: Die Altersklasse V ist 1963 mit nur 8 % (Januar/Februar) bzw. 0 % (März/April) vertreten, 1964 mit nur 5 bzw. 0 %. Daß dieses schwache Auftreten alter bis sehr alter Tiere in den Winter- bis Frühjahrsmonaten mehr zu den Ausnahmen zu rechnen ist, mögen die Werte für die entsprechenden Zeiträume der beiden anderen Untersuchungsgebiete bezeugen: In Hennstedt beläuft sich der Anteil in der Altersklasse V im Januar/Februar 1963 auf 17 %, im März/April auf 15 %, im März/April 1964 auf 17 %, in Neumünster im März/April auf 23 %, im Januar/Februar und März/April 1965 sogar auf 36 %.

Soweit die knappen Zahlenunterlagen ein Urteil überhaupt erlauben, kann zusammenfassend festgehalten werden, daß bei den Waldmäusen des Untersuchungsgebietes im Jahresablauf eine regelmäßige Altersumgruppierung stattfindet, wobei im Sommer/Herbst der Anteil *junger* Individuen, im Winter/Frühjahr dagegen der Anteil *alter* Tiere relativ hoch ist. Das steht mit unserem Wissen über die jahreszeitlich bedingte Fortpflanzungsrhythmik in gutem Einklang. Daß es hierbei von Jahr zu Jahr zu Verschiebungen im Altersaufbau kommen kann, mit gelegentlich schwächerem Auftreten von Alttieren im Winter oder spätem Erscheinen von Jungtieren im Jahresablauf, darf nach allem, was wir über die Beeinflussung von Kleinsäugetern durch Außenfaktoren wissen, nicht sehr überraschen.

Tabelle 18

Husby: Prozentuale Anteile der Altersklassen bei *Apodemus sylvaticus* L.

Jahr	Monate	I	II	III	IV	V	n
1960	1./ 2.	0	0	31	54	15	13
	3./ 4.	0	0	40	30	30	10
1961	1./ 2.	0	0	43	50	7	14
	3./ 4.	0	10	69	21	0	29
1962	3./ 4.	0	0	50	40	10	20
	5./ 6.	0	23	46	31	0	13
	7./ 8.	0	0	40	40	20	5
	9./10.	0	25	25	0	50	4
	11./12.	0	9	71	20	0	140
1963	1./ 2.	0	3	58	32	8	156
	3./ 4.	0	13	69	18	0	62
	5./ 6.	0	0	0	0	0	0
	7./ 8.	0	0	0	0	0	0
	9./10.	0	0	0	0	0	3
	11./12.	1	53	43	3	0	70
1964	1./ 2.	0	0	68	27	5	59
	3./ 4.	0	6	51	43	0	49
	5./ 6.	0	4	48	39	9	23
	7./ 8.	4	40	38	14	4	50
	9./10.	0	60	30	10	0	20
11./12.	0	15	74	8	3	39	
1965	1./ 2.	0	0	49	39	23	49
	3./ 4.	0	0	58	25	17	12

Insgesamt gesehen scheint die Waldmaus im Vergleich zur Feld- und Erdmaus einen regelmäßigeren, dem Jahreszyklus folgenden Populationswandel aufzuweisen, mit weniger drastischen Dichte- und Körpergrößenveränderungen. Man wird in dieser Auffassung durch eine jüngst erschienene Arbeit von ASHBY (1967) bestärkt,

Tabelle 19

Neumünster: Prozentuale Anteile der Altersklassen bei *Apodemus sylvaticus*

Jahr	Monate	I	II	III	IV	V	n
1963	3./ 4.	0	0	62	15	23	13
	5./ 6.	0	14	57	25	4	28
	9./10.	5	23	58	8	8	66
	11./12.	0	23	50	23	5	44
1964	3./ 4.	0	22	56	15	7	27
	5./ 6.	0	14	38	28	21	29
	9./10.	0	10	70	20	10	10
	11./12.	0	11	22	22	44	9
1965	1./ 2.	0	0	18	45	36	11
	3./ 4.	0	0	27	36	36	11

Tabelle 20

Prozentuale Anteile der Altersklassen bei *Apodemus sylvaticus* L.

	Jahr	I	II	III	IV	V	Anzahl
Hennstedt	1962	0	5	44	30	21	286
	1963	0	4	39	44	13	483
	1964	9	9	48	28	9	40
Husby	1962	0	11	46	26	16	182
	1963	0	23	57	14	3	291
	1964	1	20	52	20	4	240
Neumünster	1962						
	1963	1	15	57	18	10	151
	1964	0	14	47	21	18	75

wonach *Apodemus sylvaticus* im Gegensatz zu *Microtus agrestis* und *Clethrionomys glareolus* „has had only a well-defined annual fluctuation in abundance“.

Abschließend sei auf einen Befund hingewiesen, der sich aus einer Gegenüberstellung der Größenverteilung der Waldmäuse aus Hennstedt und Husby ergibt: wie aus Tab. 20 ersichtlich ist, ist der Anteil junger Waldmäuse in den Husbyer Populationen in allen drei Untersuchungsjahren höher als in Hennstedt: die Altersklassen I und II sind in Husby mit 11, 23 und 21 % besetzt, in Hennstedt dagegen nur mit 5, 4 und 18 %. Das heißt, daß die Waldmäuse in Hennstedt im Durchschnitt ein höheres Alter erreichen als in Husby. Darauf weisen auch die höheren Waldmausanteile in der höchsten Altersklasse hin: 21, 13 und 9 % gegenüber nur 16, 3 und 4 % in Husby.

#### Zusammenfassung

1. Ziel der Untersuchungen ist es, die Entwicklung von Feldmauspopulationen auf der Grundlage eines aus Gewöllen der Waldohreule (*Asio otus*) stammenden Schädelmaterials über mehrere Jahre hinweg (1962–1965) zu verfolgen.
2. Untersuchungsgebiet ist Schleswig-Holstein. Die Gewöllaufsammlungen erfolgten an drei verschiedenen Orten:
  1. in Husby im Norden des Landes (Geestrücken, Knicklandschaft),
  2. in Hennstedt (Flußmarsch) und
  3. in Neumünster (Sanderflächen, Knicklandschaft).
3. Aus den im Abstand von zwei Monaten aufgesammelten Gewöllen wurden 17 262 Beutetiere ausgezählt. Die Beutetierliste enthält folgende Arten (nach fallender Häufigkeit geordnet): *Microtus arvalis* (Pall.), *Apodemus spec.*, *Microtus agrestis* (L.), *Aves*, *Micromys minutus* (Pall.), *Sorex araneus* (L.), *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), *Rattus spec.*, *Arvicola*, *Talpa europaea* (L.), *Sorex minutus* (L.), *Mus musculus* (L.), *Neomys fodiens* (Schreb.), *Mustela nivalis* (L.).
4. Zwischen den Fundorten bestehen Unterschiede a) in der artlichen Zusammensetzung und b) im Anteil der einzelnen Arten. Die Abweichungen erklären sich aus den unterschiedlichen Biotopverhältnissen. Die Artenzahl verringert sich grundsätzlich mit steigender Feldmausdichte. Seltener Arten verschwinden aus der Beutetierliste.
5. Der Anteil der Feldmäuse im Gewöllmaterial (also auch die Siedlungsdichte dieser Art) steigt von 1963 bis 1965 stetig an. Die höchsten Werte werden in Hennstedt erreicht (96 %, *M. arvalis*). Ein Populationszusammenbruch findet in Hennstedt 1961/62 und 1964/65 statt, in Husby 1960/61 und 1964/65.
6. Entgegen den Erwartungen besteht zwischen der mittleren Körpergröße (gemessen an der Unterkieferlänge) und der Populationsdichte (gemessen am *arvalis*-Anteil in den Gewöllen) keine gesicherte Korrelation. In Hennstedt setzt sich die Population bei höchster Dichte (1964/65) aus kleinen Tieren zusammen, in Husby ist die Population zum gleichen Zeitpunkt und bei ebenfalls hoher Dichte „großwüchsig“.

7. Die mittlere Körpergröße der Feldmäuse ist im Jahresablauf mehr oder weniger regelmäßigen Schwankungen unterworfen: Sie verringert sich vom Frühjahr zum Herbst und erhöht sich vom Herbst zum Frühjahr. Ursache ist die ständige Änderung der Alterszusammensetzung der Population: Die Abnahme basiert auf dem Zugang von Jungtieren während der Fortpflanzungsperiode, die Zunahme auf intensiven Wachstumsvorgängen bei Eintritt der Sexualreife zu Beginn einer Vermehrungsperiode.
8. Zwischen gleichen Zeiträumen aufeinanderfolgender Jahre können erhebliche Unterschiede in der Größenzusammensetzung bestehen. Sie sind ein Zeichen dafür, daß die Änderung der Populationsstruktur nicht immer und ausschließlich dem Rhythmus der Jahreszeiten folgt. Begünstigende Witterungseinflüsse (z. B. hohe Schneedecke im Winter) haben entscheidenden Einfluß auf die Dauer der Vermehrungsperiode, auf das Körperwachstum und die Sterblichkeit.
9. Als ein wesentlicher Faktor für die Größen-(Alters-)zusammensetzung einer Population ist die Länge der Fortpflanzungsperiode anzusehen: Kurze bzw. schleppende Vermehrung mit schwachem Zugang von Jungtieren führt zu relativer Zunahme der älteren (größeren) Individuen (Überalterung der Population); spät einsetzende und lang anhaltende Fortpflanzung hat infolge hohen Anteils von Jungtieren „Kleinwüchsigkeit“ der überwinternden Population zur Folge.
10. Die Entwicklung der Erdmauspopulationen scheint in guter Übereinstimmung mit derjenigen von Feldmauspopulationen zu stehen.
11. Die Waldmäuse scheinen in höherem Maße als Feld- und Erdmaus vom Jahresrhythmus bestimmte Populationsentwicklungen zu haben.

### Summary

#### *Investigations on the dynamics of small mammal-populations, especially those of the Field-vole *Microtus arvalis* (Pallas, 1779)*

From 1962 to 1965 thousands of pellets of the long-eared owl (*Asio otus*) have been collected at three different localities in Schleswig-Holstein (Northern Germany) in two-month-intervals. The investigations have been carried out to study the dynamic of small mammal populations, especially those of the field vole, *Microtus arvalis*. A total of 18646 specimens of least 13 different mammalian species could be analysed from owl pellets: *Talpa europaea* (0.2%), *Sorex araneus* (1.4%), *Sorex minutus* (0.2%), *Neomys fodiens* (0.1%), *Micromys minutus* (2.7%), *Apodemus spec.* (17.8%), *Mus musculus* (0.1%), *Rattus spec.* (1.1%), *Clethrionomys glareolus* (1.3%), *Arvicola terrestris* (0.9%), *Microtus arvalis* (61.8%), *Microtus agrestis* (8.9%), *Mustela nivalis* (0.1%), *Aves* (3.7%). The percentage of the field vole varied considerably during the investigation period (from less than 15% up to 90% and more) with a peak in 1964. These variations probably reflect true changes of population density. The findings of some authors that the average body size of the voles is high in a year of overpopulation could not be confirmed. It is assumed that the size-(age)-structure of a population depends on the length of the reproduction period: in a population ceasing reproduction early in the year the average body size of the overwintering individuals is high, whereas in long lasting reproduction periods the average size of the overwintering animals is lower due to a higher percentage of young individuals. In some periods of different years the age-(size)-structure of the vole populations was different indicating that changes in populations are not strictly seasonal depending events. The dynamics of *Microtus agrestis* populations seem to be in good conformity with those of *Microtus arvalis*. In *Apodemus* the dynamic of population structure seems to be more regularly than in *Microtus* populations.

### Literatur

- ADAMCZEWSKA, K. A. (1959): Untersuchungen über die Variabilität der Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). Acta Theriol. 3, 141—191.
- ASHBY, K. R. (1967): Studies on the ecology of field mice and voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghall Wood, Durham. J. Zool., London 152, 389—513.
- BAKER, J. R. u. a. (1932): Factors affecting the breeding of field mouse (*Microtus agrestis*). I. Light. Proc. Zool. Soc. London Ser. B 110, 313—322.
- BASCHENINA, A. W. (1953): Zur Frage der Altersbestimmung der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.). Zool. Journ. 32, 730—743.
- BECKER, K. (1958): Die Populationsentwicklung von Feldmäusen im Spiegel der Nahrung von Schleiereulen. Z. ang. Zool. 45, 553—562.

- BERNARD, J. (1960): Note sur la reproduction en hiver du Campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pall.). Z. Säugetierkunde 25, 91—94.
- BLAIR, F. W. (1948): Population density, life span and mortality rates of small mammals. The Americ. Midl. Nat. 40, 395—419.
- CALHOUN, J. B., u. a. (1953): Induced emigration among small mammals. Science 117.
- CHITTY, D. (1952): Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy. Trans. R. Soc., London B 236, 505—552.
- (1955): Allgemeine Gedankengänge über die Dichteschwankungen bei der Erdmaus (*Microtus agrestis*). Z. Säugetierkunde 20, 55—60.
- CHRISTIANSEN, W. (1955): Pflanzenkunde von Schleswig-Holstein. 2. Aufl. Neumünster.
- CLARKE, J. B. (1955): Influence of numbers on reproduction and survival in two experimental vole populations. Proc. R. Soc. B 144, 68—85.
- COLE LAMONT, C. (1954): Some features of random population cycles. J. Wildlife Managem. 18, 2—24.
- DIENSKÉ, H. (1969): Notes on differences between some external and skull characters of *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) and of *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) from the Netherlands. Zool. Med. 44, 83—108.
- FELTEN, H. (1952): Untersuchungen zur Ökologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) im Rhein-Main-Gebiet. Bonn. Zool. Beitr. 3, 187—206.
- FRANK, F. (1953): Zur Entstehung übernormaler Populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). Zool. Jb. (Syst.) 81, 610—624.
- (1953): Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen (*Microtus arvalis* P.). Zool. Jb. (Syst.) 82, 95—136.
- (1954): Die Kausalität der Nagetierzyklen im Lichte neuerer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. Z. Morph. u. Ökol. d. Tiere 43, 321—356.
- (1954): Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), I. Gehegeversuche. Zool. Jb. (Syst.) 82, 354—404.
- (1956): Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), II. Laboratoriumsergebnisse. Zool. Jb. (Syst.) 84, 32—74.
- (1956): Das Fortpflanzungspotential der Feldmaus — eine Spitzenleistung unter den Säugetieren. Z. Säugetierkunde 21, 176—181.
- (1964): Die Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.), im norddeutschen Rekordwinter 1962/1963. Z. Säugetierkunde 29, 146—152.
- FRANK, F.; ZIMMERMANN, K. (1957): Über Beziehungen zwischen Lebensalter und morphologischen Merkmalen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). Zool. Jb. (Syst.) 85, 283—300.
- GODFREY, G. K. (1955): Observations on the nature of the decline in numbers of two *Microtus* populations. J. Mammal. 36, 209—214.
- HAMILTON, W. J. Jr. (1937): The biology of the microtine cycles. J. Agric. Res. 54, 779—790.
- HEROLD, W. (1954): Beobachtungen über den Witterungseinfluß auf den Massenwechsel der Feldmaus. Z. Säugetierkunde 19, 86—107.
- HEROLD, W.; ZIMMERMANN, K. (1960): Molarenabbau bei der Hausmaus (*Mus musculus* L.). Z. Säugetierkunde 25, 81—88.
- HOFFMANN, R. S. (1958): The role of reproduction and mortality in population fluctuations of voles (*Microtus*). Ecol. Monogr. 28, 79—109.
- HUSSON, A. M. (1949): Gewöllanalysen und die Verbreitung der Kleinsäuger in Luxemburg. Bull. de la Ligue luxem. pour la Protect. des Oiseaux 29, 187—190.
- KAHMANN, H. (1953): Das Ergebnis der Zergliederung von Eulengewöllen und seine wissenschaftliche Verwertung. Ornith. Mitt. 5, 201—205.
- KOSKIMIES, J. (1955): Ultimate causes of cyclic fluctuations in numbers in animal populations. Papers on Game Res. 15, 1—29.
- KNORRE, D. VON (1961): Zur Kleinsäugerfauna des Spreewaldes und seines südlichen Vorgeländes. Z. Säugetierkunde 26, 183—187.
- LACK, D. (1954): Cyclic mortality. J. Wildlife Managem. 18, 25—37.
- MASURAT, G.; STEPHAN, S. (1960—1966): Das Auftreten der wichtigsten Krankheiten und Schädlinge der landw. u. gärtner. Kulturpflanzen in der DDR. Nachr. Bl. f. d. Dtsch. Pflanzenschutzd. NF 14 — NF 20.
- MOHR, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. 3. Aufl. Jena.
- NIETHAMMER, J. (1960): Über neue Gewöllinhalte rheinischer Schleiereulen (*Tyto alba*). Decheniana 113, 99—111.
- PELIKAN, J. (1955): Studie über die Standorte von *Microtus arvalis* (Pall.). Acta Acad. Scient. Cechosl. Bas. Brunensis 27, 1—32.
- PIECHOCKI, R. (1957): Die Gewöllforschung und ihr derzeitiger Stand in Deutschland. Der Falke 4, 197—201.

- REICHSTEIN, H. (1960 a): Untersuchungen zum Aktionsraum und Revierverhalten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). Z. Säugetierkunde 25, 150—169.
- (1960 b): Das Fortpflanzungspotential der Feldmaus und seine Beeinflussung durch Außenfaktoren. Tagber. 29 der Dtsch. Akad. d. Landwirtschaftswiss. zu Berlin, 31—39.
- (1964): Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). Z. f. wiss. Zool. 170, 112—222.
- (1970): Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Nordwestdeutschland), Z. Säugetierkunde 35, 147—159.
- REICHSTEIN, H.; REISE, D. (1965): Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingemusters der Erdmaus (*Microtus agrestis* L.). Z. Säugetierkunde 30, 36—47.
- REISE, D. (1964): Über die Kleinsäugerfauna des Landesteiles Schleswig. Faunist. Mitt. Norddeutschlands 2, 85—88.
- RICHTER, H. (1957): Zur Kleinsäugerfauna der Umgebung von Waren (nach Gewöllfunden). Arch. Nat. Meckl. 3, 141—151.
- SPERBER, I. (1948): On the growth of rootless molars — particularly in the field vole (*Microtus agrestis* L.). Arch. Zool. 40 A.
- STEIN, G. H. W. (1952): Über Massenvermehrung und Massenzusammenbruch bei der Feldmaus (*Microtus arvalis*). Zool. Jb. (Syst.) 81, 1—26.
- (1953): Über Umweltabhängigkeiten bei der Vermehrung der Feldmaus (*Microtus arvalis*). Zool. Jb. (Syst.) 81, 527—547.
- (1956): Natürliche Auslese bei der Rötelmaus. Z. Säugetierkunde 21, 84—100.
- (1957): Materialien zur Kenntnis der Feldmaus, *Microtus arvalis* Pallas. Z. Säugetierkunde 22, 117—135.
- STEIN, G. H. W., u. REICHSTEIN, H. (1957): Über ein neues Verfahren zur Bestimmung der Bestandsdichte bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Nachr. Bl. f. d. Dtsch. Pflanzenschutzd. N.F. 11, 149—154.
- TINBERGEN, N. (1933): Die ernährungsökologischen Beziehungen zwischen *Asio otus* L. und ihren Beutetieren, insbesondere den *Microtus*-Arten. Ecol. Monogr. 3, 443—492.
- UTTENDÖRFER, O. (1939): Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen und ihre Bedeutung in der heimischen Natur. Neudamm.
- WENDLAND, V. (1963): Entstehen und Vergehen einer Waldpopulation der Feldmaus (*Microtus arvalis*) im Berliner Grunewald. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin NF 3, 56—60.
- (1965): Zur Kleinsäugerfauna des Berliner Grunewalds. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin NF 5, 150—167.
- WIJNGAARDEN, A. VAN (1955): Vorläufige Ergebnisse der Populationsuntersuchungen an Feldmäusen in der Betuwe. Z. Säugetierkunde 20, 61—69.
- (1957): The rise and disappearance of continental vole plague zones in the Netherlands. Versl. Landbouwk. Ond. No. 63, 1—21.
- (1960): The population dynamics of four confined populations of the continental vole, *Microtus arvalis* (Pallas). Versl. Landbouwk. Ond. No. 66, 1—28.
- ZEJDA, J. (1961): Age structure in populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780. Zool. Listy 10, 249—264.
- ZIMMERMANN, K. (1955): Jährliche Schwankungen in der Ernährung eines Waldohreulenpaares zur Brutzeit. Die Vogelwelt 71, 152—155.
- (1955): Körpergröße und Bestandsdichte bei Feldmäusen (*Microtus arvalis*). Z. Säugetierkunde 20, 114—118.
- (1960): Wintervermehrung bei der Feldmaus (*Microtus arvalis* P.) bei Potsdam-Rehbrücke 1958/59. Z. Säugetierkunde 25, 94—95.
- (1963): Kleinsäuger in der Beute von Waldohreulen bei Berlin. Beiträge z. Vogelkd. 9, 59—68.

Anschrift des Verfassers: Dr. DETLEF REISE, Institut für Haustierkunde, 23 Kiel, Olshausenstraße. — z. Z. Conception, Chile